

PDF hosted at the Radboud Repository of the Radboud University Nijmegen

The following full text is a publisher's version.

For additional information about this publication click this link.

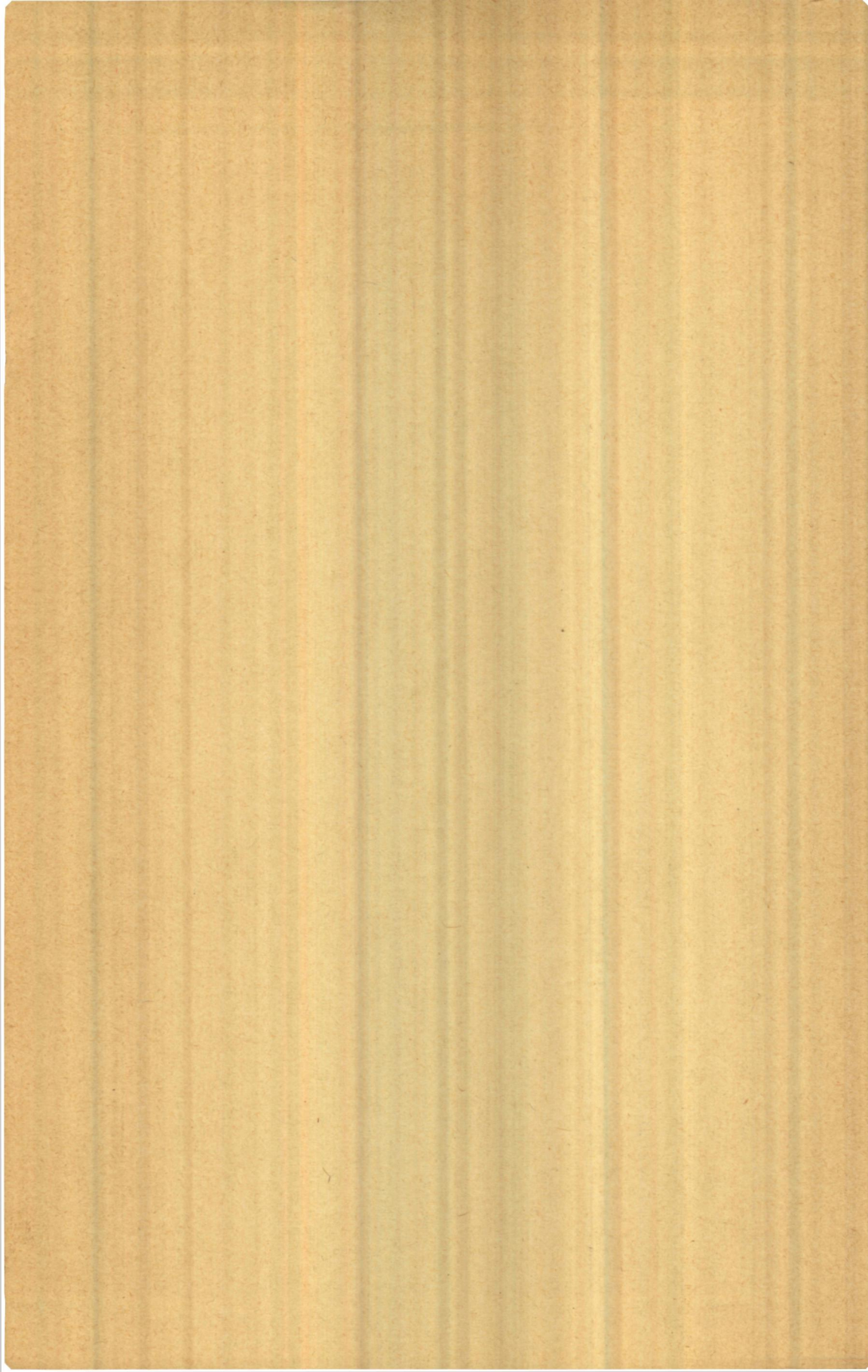
<http://hdl.handle.net/2066/107219>

Please be advised that this information was generated on 2017-12-06 and may be subject to change.

1228

EXPLORATIEF GEDRAG EN LEERGEDRAG
BIJ DE RAT

J. M. H. VOSSEN



Exploratief gedrag en leergedrag bij de rat

Promotores
Prof. Dr. F.J.Th. RUTTEN
Prof. Dr. J.J.G. PRICK

EXPLORATIEF GEDRAG EN LEERGEDRAG BIJ DE RAT

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN
DOCTOR IN DE SOCIALE WETENSCHAPPEN
AAN DE KATHOLIEKE UNIVERSITEIT TE NIJMEGEN,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS DR. S. J. GEERTS,
HOGLERAAR IN DE FACULTEITEN DER GENEESKUNDE
EN DER WISKUNDE EN NATUURWETENSCHAPPEN
VOLGENS HET BESLUIT VAN DE SENAAT
IN HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN
OP VRIJDAG 24 JUNI 1966 DES NAMIDDAGS TE 2 UUR

DOOR

JOSEPH MARIE HUBERT VOSSEN

GEBOREN TE MAASTRICHT

ALBERTS' DRUKKERIJEN, SITTARD

1966

Aan Dr. D. Krech, Dr. M.R. Rosenzweig en Dr. E.L. Bennett van de Universiteit van Californië te Berkeley (U.S.A.) betuig ik mijn oprechte dank voor het geven van hun waardevolle adviezen en het verlenen van de faciliteiten, die deze onderzoeken mogelijk maakten.

Veel dank ben ik verschuldigd aan de Niels Stensen Stichting te Amsterdam die mij financieel in staat stelde een jaar te studeren aan de Universiteit van Californië te Berkeley (U.S.A.)

Tenslotte dank ik Mej. Chr. J. M. Nas voor de zorgvuldige wijze waarop ze het manuscript verzorgde.

INHOUD

Inleiding	IX
---------------------	----

DEEL I

<i>Hoofdstuk I: Bestaat er bij ratten een relatie tussen bepaalde aspecten van het gedrag en het acetylcholine – acetylcholine esterase systeem in cerebro?</i>	1
§ 1 Erfelijkheid van doolhofdocibiliteit bij ratten.	1
§ 2 Somatische verschillen tussen de S1 en S3 stammen	3
2.1 Met betrekking tot cerebrumgewicht en lichaamsgewicht	3
2.2 Met betrekking tot het metabolisme	4
2.3 Met betrekking tot biochemische variabelen	4
2.4 Met betrekking tot convulsieve activiteit.	6
§ 3 De mate van acetylcholine esterase activiteit en adaptief gedrag	6
3.1 Krechevsky's theorie van het "hypothese" gedrag.	6
3.2 Witkin's interpretatie van het zg. "hypothese" gedrag	8
3.3 Hypothesepreferentie en acetylcholine esterase activiteit; de onderzoeken van Krech, Rosenzweig en Bennett.	10
3.4 Commentaar	16
3.5 Verdere onderzoeken met betrekking tot de relatie tussen hypothesepreferentie en acetylcholine esterase activiteit	18
3.6 Tolerantie van stimulus ambiguïteit en acetylcholine esterase activiteit	21
3.7 Commentaar.	23
§ 4 Inductie van verschillen in acetylcholine esterase activiteit tussen ratten	26
4.1 Genetische selectie op basis van acetylcholine esterase activiteit	26
4.2 De K-stam	28
4.3 Het effect van een verblijf in stimulusrijke en stimulusarme situaties op acetylcholine esterase activiteit	28
§ 5 De mate van acetylcholine esterase activiteit en doolhofdocibiliteit	31
5.1 Onderzoeken bij de Tryon en Roderick stammen en bij kruisingen tussen S1's en S3's	31
5.2 Effect van het verblijf in EC en IC condities op doolhofdocibiliteit.	33
5.3 Commentaar	35
<i>Hoofdstuk II: De perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen</i>	37
§ 1 Inleiding	37

§ 2	Müller en Pilzecker's formulering van de theorie	38
§ 3	Onderzoekingen, gericht op verificatie van de perseveratie-consolidatie theorie.	39
3.1	Het effect van "electro-convulsive shock" (ECS) op de retentie	39
3.2	Andere interpretaties betreffende het effect van ECS.	42
3.3	Het effect van anoxia	45
3.4	Het effect van veranderingen in de lichaamstemperatuur	46
3.5	Het effect van psychofarmaca	46
3.6	Het effect van functionele decorticatie	50
3.7	Het effect van sensorische stimulatie	51
§ 4	Neurofysiologische en biochemische aspecten van de consolidatie	51
4.1	Neurofysiologische aspecten	51
4.2	Biochemische aspecten	53
§ 5	Onderzoekingen met betrekking tot verschillen in doolhofdocibiliteit tussen S1 en S3 ratten, uitgaande van de perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen	56
5.1	Het effect van ECS	56
5.2	Het effect van pre-trial injecties van psychofarmaca	57
5.3	Het effect van post-trial injecties van psychofarmaca	59
5.4	Het effect van psychofarmaca op het latente leren	62
5.5	Commentaar	63

DEEL II

Hoofdstuk III: Analyse van het gedrag van S1 en S3 ratten in een voor hen nieuwe situatie

§ 1	Kennis van het gedrag van een dier in een nieuwe situatie is een belangrijke voorwaarde voor een goede evaluatie van zijn leergedrag	66
1.1	Problemen bij de interpretatie van gedragsobservaties	66
1.2	Het begrip "gedragsrepertoire"	68
§ 2	Methode ter beschrijving van het gedrag van het dier in een nieuwe situatie	69
2.1	Bindra en Blond's methode ter bepaling van het gedragsrepertoire	69
2.2	Gedragsrepertoire en leergedrag	70
2.3	De door ons ontwikkelde methode:	
A.	ter bepaling van het gedragsrepertoire	71
B.	ter bepaling van de locomotorische activiteit	72
C.	ter bepaling van de variabiliteit van het gedrag	73
2.4	Modificaties van deze methode.	77
§ 3	Een exploratief onderzoek naar verschillen in het gedrag van S1 en S3 ratten, geplaatst in een nieuwe omgeving	78
3.1	Procedure	78
3.2	Resultaten.	79
3.3	Samenvatting van de resultaten, verkregen uit het exploratieve onderzoek	82
§ 4	Een replicatie-onderzoek	84
4.1	Procedure	84
4.2	Toetsing van de hypotheses	84

4.3	Samenvatting van de resultaten.	91
§ 5	Empirisch vastgestelde kenmerken van de geobserveerde aspecten van het gedrag in een nieuwe omgeving	93
5.1	De gedragsvormen	93
5.2	De locomotorische activiteit.	99
§ 6	Het exploratieve gedrag	101
6.1	Literatuurgegevens met betrekking tot de vijf gedragsvormen en de mate van variabiliteit.	101
6.2	Exploratief gedrag en latent leren	103
6.3	De "exploratory drive".. . . .	104
6.4	De mate van activatie in relatie tot "novelty"	106
6.5	Het alternatiegedrag	107
6.6	Samenvatting	110
6.7	Angst en exploratief gedrag	110
6.8	De preferentie voor bepaalde delen van de observatieruimte	112
6.9	De interferentie van "novelty-reactions" met geleerd gedrag	112

Hoofdstuk IV: Exploratief gedrag, mate van activatie en leergedrag

§ 1	De onderlinge samenhang tussen deprivatie, activiteit en mate van activatie	114
1.1	Deprivatie en activiteit	114
1.2	De theorie van Campbell en Sheffield	116
1.3	Deprivatie en exploratief gedrag	118
1.4	Deprivatie en de mate van activatie.	120
§ 2	Het effect van waterdeprivatie op het gedragsrepertoire en de locomotorische activiteit in een nieuwe omgeving	121
2.1	Probleemstelling	121
2.2	Procedure	122
2.3	Resultaten	123
2.4	Conclusies	125
§ 3	Doolhofdocibiliteit en exploratief gedrag	126
3.1	Probleemstelling	126
3.2	Procedure	128
3.3	Resultaten	129
§ 4	Retentie en activatie	130
4.1	Probleemstelling	130
4.2	Procedure	130
4.3	Resultaten.	131

Hoofdstuk V: Het acetylcholine – acetylcholine esterase systeem en exploratief gedrag

§ 1	Cholinerge mechanismen bij de controle van exploratief gedrag	133
1.1	De mate van activatie	133
1.2	Stimulusgeneralisatie.	136
1.3	De theorie van Carlton	137
§ 2	Een onderzoek naar de samenhang tussen de mate van acetylcholine esterase activiteit in cerebro en verschillende aspecten van het exploratieve gedrag bij S1's en S3's	140
2.1	Bepaling van de mate van acetylcholine esterase activiteit in verschillende delen van het cerebrum	140

2.2	Bepaling van de samenhang tussen acetylcholine esterase activiteit in tien delen van het cerebrum en de verschillende aspecten van het exploratieve gedrag	142
§ 3	Vooruitzichten	146
Samenvatting		149
Summary		151
Literatuur		153

INLEIDING

De zwerver, die de grenzen van zijn land bereikt, ziet zich geplaatst voor een dilemma. Overschrijding van de grens betekent te weten komen wat zich aan gene zijde van de slagboom bevindt; het betekent echter ook geconfronteerd worden met een ander volk, een andere taal, een andere cultuur. Men zal wellicht zijn opmerkingen niet begrijpen, zijn vragen als irrelevant van de hand wijzen. Zijn denken en zijn handelen zullen hem bestempelen tot een vreemde. De man kan kiezen. Hij kan de geborgenheid in eigen land verkiezen boven zijn drang naar weten en besluiten binnen de grenzen van zijn land te blijven. Hij kan ook besluiten zich de taal en de cultuur van het andere volk zodanig eigen te zullen maken, dat hij als een hunner wordt beschouwd. Vroeg of laat zal hij dan echter geconfronteerd worden met een andere grens, met hetzelfde probleem. Hij kan, tenslotte, het risico van niet begrepen te worden aanvaarden, in de hoop dat de kennis, die hij meebrengt vanuit zijn eigen land, een tegenwicht zal vormen voor het begrip, waarop hij bij die anderen een appèl moet doen.

Eenzelfde situatie doet zich voor bij de beoefenaar van wetenschap. Ook hij zal meer dan eens geconfronteerd worden met de grenzen van zijn wetenschap. Het antwoord, dat hij op zijn vragen zoekt, zal vaak geheel of ten dele aan de andere zijde van de slagboom liggen. De klinisch psycholoog, die constateert dat eenzelfde testpatroon steeds weer aangetroffen wordt bij mensen met een bepaalde organische stoornis, zal zich afvragen op welke wijze dit patroon begrepen kan worden vanuit deze organische stoornis; de psychofarmacoloog, die ziet dat bepaalde farmaca een verandering in het gedrag bewerkstelligen, zal op zoek gaan naar de specifieke geaardheid van deze gedragsveranderingen. Ook dan zijn verschillende oplossingen mogelijk. De wetenschapsbeoefenaar kan zich strikt beperken tot zijn eigen wetenschap, wetende dat hij op deze wijze niet het risico loopt als onbegrijpende en onbegrijpelijke vreemdeling te worden beschouwd. De kans – hoe klein ook – dat zijn opmerking, zijn bevinding van belang kan zijn voor die andere wetenschap, dat zij vragen kan oproepen, onderzoek kan stimuleren, wordt bij een dergelijke beslissing uitgesloten. Hij kan ook besluiten zich die andere wetenschap eigen te maken. Tegenover het voordeel van de weloverwogen opmerking, de relevante vraag staan echter belangrijke nadelen. Het risico is groot, dat de man vervreemdt van de wetenschap, die hij oorspronkelijk beoefende en van waaruit hij zijn vragen stelde. Bovendien loopt hij de kans vroeg of laat weer met grenzen te worden geconfronteerd. Als ideaalbeeld voortreffelijk lijkt de idee van de homo universalis praktisch niet of nagenoeg niet te realiseren. Over blijft de mogelijkheid van de tussenweg. Het risico lopend, dat zijn vragen en opmerkingen als irrelevant of als fout worden beschouwd, overschrijdt de onderzoeker de grenzen van zijn wetenschap in de hoop dat men aan gene zijde van de grens bereid is onzinnige vragen te vertalen in zinnige, foutieve interpretaties in correcte. Wil de oplossing van de tussenweg goed functioneren, dan is het noodzakelijk dat aan beide zijden van de grens mensen bereid zijn de slagboom te passeren. Beheersing van de eigen wetenschap en enige kennis van de andere samen maken het mogelijk te komen tot een communicatie tussen de beoefenaren van verschillende wetenschappen.

Langzaam is de psychologie zich ervan bewust geworden, dat zij in haar interesse, de bestudering van het menselijk en dierlijk gedrag, niet alleen staat. Er is een aantal wetenschappen, die zich direct of indirect bezig houden met de bestudering van het gedrag en met de voorwaarden, die aan gedrag ten grondslag liggen. „Correlations between chemical and anatomical, chemical and physiological, and anatomical and physiological variables may be made without direct measures of, or references to,

behavior, but even in such studies the implications for behavior are frequently obvious and usually little distance removed. It is a safe generalization, I believe, to state that the universal common interest of the biological scientists is behavior, the simple characteristic which best defines and differentiates the living animal" (Harlow, 1958, p. 3 e.v.) "I suppose it is because of its history, the course of its earlier development and its origins, that psychology is not yet fully integrated with the realm of biology though, inescapably and permanently, it is now in that realm" (Hebb, 1958, p. 451).

Hebb vergelijkt de aanwezigheid van de psychologie te midden van de biologische wetenschappen met die van Alice in Wonderland. Evenals Alice wel in die wonderlijke wereld verblijft maar er geen deel van uitmaakt, zo ook treft de psychologie zich aan te midden van de biologische wetenschappen zonder echter met deze tot een communicatie te komen. Wil de psychologie een maximaal gebruik kunnen maken van de gegevens en de ideeën van de andere biologische wetenschappen en deze laatste van die van de psychologie, dan zal volgens Hebb de communicatie tussen de psychologie en de biologische wetenschappen moeten worden verbeterd. Om dit te bereiken zal de psychologie haar problemen zodanig moeten formuleren "that the neuroanatomist or physiologist can at least see how his data are relevant and how they are being used or abused by psychologists" (Ibid. p. 466). Dit betekent volgens Hebb dat men wel voortdurend in het oog moet houden, dat zelfs een zg. neuropsychologische theorie van het gedrag een psychologische theorie blijft. "Its main features must be determined by certain constructs, theoretical conceptions, whose *raison d'être* is behavioral instead of physiological" (Ibid. p. 460).

Het voordeel van het formuleren van dergelijke theoretische concepten in anatomische of fysiologische termen is dat het de communicatie van de psychologie met deze andere wetenschappen kan bevorderen. Daartegenover staat het gevaar dat een dergelijke neuropsychologische theorie de neuroanatoom of neurofysioloog er toe kan brengen "to expect something more concrete and directly verifiable than is in fact possible" (Ibid. p. 469).

De oplossing van de tussenweg zou men kunnen betitelen als de oplossing van het multidisciplinaire onderzoek. Het probleem, waarop het onderzoek zich concentreert, wordt in zijn verschillende aspecten bestudeerd door de diverse wetenschappen. Op iedere deelnemer rust daarbij de verantwoording niet alleen dat aspect, op de bestudering waarvan zijn eigen wetenschap gericht is, zoveel mogelijk te verhelderen, maar ook zijn gegevens en theoretische concepten zodanig te formuleren, dat de andere deelnemers hierin aanknopingspunten kunnen vinden voor het onderzoek in hun eigen wetenschappen. De onderzoeken en beschouwingen, waarvan dit boek de neerslag vormt, vinden hun oorsprong in een aantal onderzoeken, die er op gericht waren inzicht te verkrijgen in biochemische mechanismen, die aan leergedrag ten grondslag liggen. De initiatiefnemers van deze onderzoeken, de psychologen Krech en Rosenzweig en de biochemicus Bennett, probeerden met name na te gaan of er enig verband bestaat tussen cholinerge transmissie in het centrale zenuwstelsel enerzijds en adaptief gedrag en doolhofdocibiliteit anderzijds. De resultaten, die zij verkregen, brachten ook een aantal beoefenaars van andere wetenschappen er toe zich met de bestudering van dit probleem bezig te houden.

Het grote aantal gegevens, dat in de loop van de jaren met betrekking tot deze materie vergaard is, vraagt om een overzicht, dat ik in dit boek zal trachten te geven. Het leek mij van belang de psychologische aspecten hiervan kritisch te evalueren en in een bre-

der verband te plaatsen. Suggesties, in de kritische evaluatie gerezen, zullen in een aantal onderzoeken op hun juistheid worden getoetst.

Ofschoon deze studie een psychologisch karakter draagt, zal worden getracht om op basis van de psychologische bevindingen te komen tot suggesties, die mogelijkerwijze een aanknopingspunt of een stimulus kunnen vormen voor interdisciplinaire discussies of onderzoeken op dit terrein. Informatie vanuit de andere wetenschappen zal een belangrijke bijdrage kunnen leveren tot verdere theorievorming met betrekking tot de in dit boek behandelde aspecten van het gedrag.

De onderzoeken van Krech, Rosenzweig en Bennett en hun medewerkers hebben betrekking op het gedrag en somatische kenmerken van ratten. Teneinde de mogelijkheid van onjuiste inferenties van de ene diersoort naar de andere, zowel wat het gedrag betreft als de ter sprake komende somatische variabelen, zoveel mogelijk uit te sluiten, leek het mij zinvol de kritische evaluatie van hun resultaten waar mogelijk te plaatsen tegen de achtergrond van bij ratten doorgevoerde experimenten.

Dit boek valt uiteen in twee delen. In het eerste deel zal een overzicht worden gegeven van de onderzoeken, die tot op heden gedaan zijn met betrekking tot de relatie tussen de mate van acetylcholine esterase (AChE) activiteit enerzijds en doolhofdociliteit en adaptief gedrag anderzijds. Omdat bij deze onderzoeken veelal gebruik gemaakt werd van twee stammen van ratten, S1's en S3's, zal verder speciale aandacht geschonken worden aan de onderzoeken, die er op gericht waren verschillen tussen beide stammen met betrekking tot zowel somatische variabelen als gedragsvariabelen op het spoor te komen. Tenslotte zal een bespreking gewijd worden aan de perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen, die een somatische grondslag poogt te geven aan het geheugen.

In het tweede deel wordt een methode ontwikkeld die het mogelijk maakt het exploratieve gedrag van ratten op uitgebreide wijze te bestuderen. De resultaten van onderzoeken, met behulp van deze methode vergaard, zullen worden besproken. De interpretatie van de resultaten leidt tot een aantal hypotheses, die in verdere onderzoeken worden getoetst.

DEEL I

HOOFDSTUK I / BESTAAT ER BIJ RATTEN EEN RELATIE TUSSEN BEPAALDE ASPECTEN VAN HET GEDRAG EN HET ACETYLCHOLINE-ACETYLCHOLINE ESTERASE SYSTEEM IN CEREBRO?

§ 1. *Erfelijkheid van doolhofdocibiliteit bij ratten*

In de diverse leersituaties blijken er vaak grote verschillen tussen de prestaties van de afzonderlijke ratten voor te komen. Vooral bij tests, die betrekking hebben op het leren van doolhoven, zijn de betrouwbaarheidscoëfficiënten zo hoog, dat die verschillen niet kunnen berusten op b.v. de onbetrouwbaarheid van het meetinstrument (Munn 1950). Onderzoekingen van Thorndike (1935), Vaughn (1937) en Geier, Levin en Tolman (1941) tonen verder aan, dat het leren van min of meer gelijksoortige taken over het algemeen hoog gecorreleerd is, terwijl prestaties met betrekking tot ongelijkvormige taken meestal geen grote samenhang vertonen.

Die bevindingen brachten een aantal onderzoekers er toe zich af te vragen of de individuele verschillen in het vermogen een doolhof te leren althans ten dele berusten kunnen op verschillen in erfelijke aanleg. Tolman (1924) selecteerde uit een heterogene kolonie van ratten twee groepen op basis van hun prestaties bij het leren van een bepaalde doolhof. Binnen ieder van deze groepen fokte hij een nieuwe generatie, die getest werd op dezelfde doolhof. Het bleek, dat de afstammelingen van de slimme groep de doolhof gemiddeld sneller leerden dan die van de domme groep. In de volgende generatie vertoonden de twee groepen eveneens verschillen in leerprestaties. Ook Heron (1935, 1941) bleek in staat op basis van selectie, met als criteria fouten en tijd, twee stammen te kweken, die verschilden met betrekking tot de leerprestaties in een doolhof. Thompson en Wrigley (Thompson 1954) kwamen tot soortgelijke resultaten bij selectie op basis van prestaties in de Hebb-Williams doolhof.¹

Het meest omvangrijke onderzoek op dit gebied – zowel in tijd als in aantallen van dieren – stamt van Tryon (1940, 1942). Hij maakte gebruik van een volledig automatische doolhof, bestaande uit zeventien aan elkaar gekoppelde T-vormige eenheden, ontworpen door Tolman, Tryon en Jeffries (1929). Uitgangspunt vormde een ongeselecteerde groep van 142 ratten (♂ en ♀). Ieder van deze kreeg negentien "trials" in de doolhof, waarna het totale aantal fouten (het binnengaan in een doodlopende gang) werd bepaald. Op basis van deze fouten-score formeerde Tryon een slimme groep en een domme groep, waarna hij binnen ieder van deze groepen kruisingen doorvoerde. Bij iedere volgende generatie koos hij telkens op basis van de fouten-score in de slimme groep de dieren met de minste fouten en in de domme groep de dieren met de meeste fouten voor verdere selectie. "The breeding schedule consisted in mating together the brightest rats within each of the brightest litters, the dullest within each of the dullest" (Tryon 1940, p. 112).

Na de zesde generatie vertoonden beide groepen nagenoeg geen overlapping meer met betrekking tot het aantal gemaakte fouten. Het verschil tussen de "maze-bright" en "maze-dull" stammen nam in volgende generaties niet meer toe.

Om vergissingen bij de selecties te voorkomen, introduceerde Tryon in zijn experiment

¹ Deze doolhof wordt beschreven in: Rabinovitch en Rosvold (1951).

"color-coding": een grijs-bruine vacht bij de "brights" en een zwarte bij de "dulls". De zojuist beschreven selectie-procedure werd toegepast tot en met de achttiende generatie. Vanaf de volgende generatie werden kruisingen doorgevoerd binnen beide groepen zonder dat fouten-scores werden bepaald. Kruisingen tussen "maze brights" en "maze dulls" leverden afstammelingen op, die met betrekking tot het aantal fouten tussen beide groepen lagen.

In een additionele serie van onderzoekingen bepaalde Tryon (1930) eerst de betrouwbaarheid van de gebruikte doolhof. Door de even met de oneven scores te correleren vond hij een betrouwbaarheidscoëfficiënt van $+0.98$. Verder toonde hij aan (Tryon 1931 a) dat de individuele verschillen in prestaties niet significant afhingen van verschillen in leeftijd, gewicht, pigmentatie of geslacht. De individuele verschillen bleven gehandhaafd wanneer na een bepaald tijdsinterval de doolhof weer werd geleerd. (Tryon 1931 b)

Vervolgens probeerde hij op basis van de relatieve moeilijkheidsgraad der diverse blinde gangen te komen tot een bepaling van de factoren, die gedurende de verschillende fases van leren dominerend waren in het gedrag van het dier. Zijn analyse leverde tien factoren op: "direction-sets, food-pointing, short-cut, counter tendency, centrifugal swing, adaptation, lassitude, exit gradient, inertia and conflict" (Tryon 1940), waarvan de eerste vijf de belangrijkste zijn. Het relatieve gewicht van ieder van deze factoren bleek in de verschillende leerfasen van de twee stammen belangrijke verschillen te vertonen. De overgang van factoren, die in de beginfase van het leren optraden naar die, welke in de eindfase overheersten, trad bij de "maze brights" eerder op dan bij de "maze dulls". In de overgangsfase bleken bovendien "food-pointing" en de "exit-gradient" een meer belangrijke rol te spelen bij de slimme dan bij de domme ratten. Dit wijst er volgens Tryon op dat de ratten van de slimme stam zich gedragen naar meer "abstracte" criteria dan de dieren van de domme stam.

Een soortgelijk onderzoek werd gedaan door Wherry (1941). Hij onderscheidt op basis van zijn resultaten drie factoren: "forward-going-tendencies", "food-pointing" en "goal-gradients". Ook deze factoren blijken bij de verschillende leerfasen niet van gelijke importantie te zijn. Het verschil tussen Tryon's "bright" en "dull" ratten bestaat volgens hem hierin, dat in de eindfase de "brights" voornamelijk "goal-gradient" gedrag vertonen en de "dulls" "food-pointing" gedrag. Wherry noemt de eerste gedragsvorm meer abstract of interoceptief, de laatste meer exteroceptief of stimulus-gebonden.

Tenslotte ging Tryon na of de verschillen tussen de beide door hem gefokte stammen althans ten dele konden teruggevoerd worden op verschillen in motivatie. Hij testte dieren van de 22ste generatie in de hierboven beschreven doolhof, waarbij hij de mate van honger als variabele introduceerde. Zijn bevindingen waren volgens Rosenzweig (1964), dat bij de slimme dieren de verzadigde een ietwat hogere fouten-score vertoonden dan de normaal gedepriveerde, terwijl er bij de domme dieren geen verschillen optraden in het aantal fouten tussen de normaal gedepriveerde en de extra-gedepriveerde. Verschillen in motivatie hadden bij de "maze-dull" stam geen enkel effect op hun prestatie-niveau. Dit werd bevestigd door Wolfer (Wolfer et al. 1964).

Om tot een beter inzicht te geraken in de verschillen tussen beide stammen, onderzocht Searle (1949) een aantal dieren van de 22ste generatie met betrekking tot "emotioneel" gedrag, activiteit en prestaties in een reeks verschillende leersituaties. Hij vond dat over alle leersituaties beschouwd er geen enkele evidentie bestond voor de opvatting, dat de "maze-dull" stam in alle opzichten inferieur is aan de "maze-bright" stam; vervolgens dat "dulls" een relatief lage "food-drive" bezaten, terwijl bij de "brights" de "food-drive" veel sterker werkte dan alle andere bronnen van motivatie.

Met betrekking tot spontane activiteit, gemeten in het loopwiel en in een open-veld-

situatie, bleken de "dulls" actiever te zijn dan de "brights". Deze laatste vertoonden het grootste gedeelte van hun activiteit in de periode voor de voeding. Verder bleken de "dulls" een specifieke angst te hebben voor bepaalde kenmerken van de meet-apparaat, terwijl "brights" aanvankelijk een grote timiditeit vertoonden in open-veld-situaties.

Searle concludeert, dat de verschillen in doolhof-docibiliteit tussen beide stammen eerder verschillen in gedragspatronen dan graden van een enkele psychologische activiteit vertegenwoordigen.

Rowland en Woods (1961) testten tien afstammelingen van de "maze-bright" stam en twaalf van de "maze-dull" stam in een copie van Tryon's doolhof. Zij vonden dat de "dulls" minder fouten maakten dan de "brights" ($p < .025$). Hierbij dient wel aangetekend, dat twee van de "brights" weigerden de doolhof te doorlopen. Petrinovich (1963) kon in een visueel discriminatie-apparaat, bestaande uit zes eenheden, geen significante verschillen aantonen tussen beide stammen. Rosenzweig (1964) vermeldt, dat in de ATLAS (Automated Test of Learning and Solving) "brights" onder "shock-avoidance-motivation" significant meer fouten maken dan "dulls" in een licht-donker discriminatieprobleem.

Whalen (1961) tenslotte vond, dat "brights" superieur zijn aan "dulls" in "mean copulatory efficiency". Dit is hierom van belang, omdat Anderson (1938) kon aantonen, dat maten met betrekking tot de seksuele activiteit bij de mannetjesrat significant correleren met maten van doolhofdocibiliteit.

Overzien we het geheel van onderzoeken, dan lijkt de conclusie gerechtvaardigd, dat er wel enige restricties gemaakt kunnen worden met betrekking tot de verschillen in doolhofdocibiliteit tussen beide stammen. Deze blijken allereerst af te hangen van de aard van het "probleem" waarvoor de dieren zijn geplaatst; vervolgens van de motivatie, waaronder het dier de doolhof leert, en tenslotte van de mate waarin het in de doolhof vereiste gedrag past in het algemene gedragspatroon der beide stammen. De constatering dat in een bepaalde doolhof onder een bepaalde motivatie de ene stam betere of minder goede prestaties levert dan de andere stam, kan niet losgemaakt worden van de vraag, *waarom* de stammen verschillende prestaties leveren, wil zij niet alle zin verliezen.

Omdat sinds 1940 beide stammen in de dieren-kolonie van het psychologisch laboratorium van de University of California (Berkeley, U.S.A.) werden verder gefokt in twee gescheiden groepen, zonder dat gebruik gemaakt werd van het selectie-criterium, besloot men in 1950 de namen van beide stammen te veranderen in S1's (maze brights) en S3's (maze dulls). Deze benamingen zullen ook door ons in het vervolg worden aangehouden.

§ 2. Somatische verschillen tussen de S1 en S3 stammen

2.1 Met betrekking tot cerebrum gewicht en lichaamsgewicht

Hamilton (1935) vergeleek een aantal dieren van de elfde en twaalfde generatie van Tryon's stammen met betrekking tot maten en gewichten van verschillende lichaamsdelen. Het gewicht van het cerebrum bleek de enige variabele, waarin beide stammen significant van elkaar verschilden. "Brights" hadden zwaardere cerebra dan "dulls". Tot geheel andere bevindingen kwamen negenentwintig jaar later Rosenzweig (1964) en Pryor (1964). Zij vonden dat de cerebra van S1's significant lichter waren dan die van S3's. Voor Rosenzweig was dit een reden om op te merken, dat men de oorspronkelijke Tryon stammen niet zonder meer mag gelijkstellen met de S1's en S3's. Bennett et al. (1958) bepaalden het gewicht van het cerebrum bij 142 S1 en 147 S3

ratten, variërend in leeftijd van 28 tot 148 dagen. Een variantie-analyse met betrekking tot cerebrum gewicht, waarbij als factoren gehanteerd werden stam en leeftijd, leverde de volgende resultaten op:

- 1 de cerebra van S1's waren significant lichter dan die van S3's ($p < .001$);
- 2 er traden significante verschillen op in cerebrum gewicht in functie van de leeftijd; het gewicht nam sterk toe in functie van de leeftijd;
- 3 er trad geen significante interactie op tussen stam en leeftijd.

Bepaling van de coëfficiënt van variatie (Garrett, 1946) leverde gemiddelde waarden op van 3,80 voor de S1's en 4,45 voor de S3's. Dit betekent dat de individuele gewichten sterk gecentreerd liggen om de groepsgemiddelden.

Rosenzweig (1964) vond geen verschil in lichaamsgewicht tussen beide stammen.

2.2 Met betrekking tot het metabolisme

Onderzoekingen van Wolfer et al. (1964) brachten verschillen tussen beide stammen aan het licht van een geheel andere aard. Blootgesteld aan een langdurige voedsel-deprivatie bleken S3's een significant hogere sterfte-index te vertonen dan S1's. Onder een 23,5 uur voedseldeprivatierooster aten S3's significant meer dan S1's gedurende de eerste vijf minuten van iedere voedingsperiode. De totale voedselopname was echter voor beide stammen gelijk. S3's verloren meer aan gewicht dan S1's en in een sneller tempo, wanneer ze op een voedseldeprivatierooster geplaatst werden.

Ook in de mate van waterconsumptie verschilden beide stammen significant. S3's dronken meer en scheidden meer urine uit dan S1's. Wat betreft de mate van zuurstofconsumptie bleek, dat S3's significant meer milliliters per minuut per honderd gram lichaamsgewicht verbruikten dan S1's. Wolfer et al. concluderen hieruit tot een hogere stofwisselingssnelheid bij S3's dan bij S1's.

Hun bevinding dat S3's gedurende de eerste vijf minuten van iedere voedingsperiode meer voedsel verorberden dan S1's wijkt af van Searle's (1949) conclusie, dat S3's minder "food-driven", meer apathisch ten aanzien van voedsel zijn dan S1's. Echter, Searle mat de voedselconsumptie in een doolhof, terwijl Wolfer et al. het eetgedrag bestudeerden in de normale verblijfkkooi.

2.3 Met betrekking tot biochemische variabelen

Belangrijke verschillen tussen beide stammen zijn er ook met betrekking tot biochemische variabelen in cerebro. Rosenzweig, Krech en Bennett (1960) vonden, dat S1's een hogere concentratie van acetylcholine (ACh) in cerebro vertonen dan S3's.² Verder bleek dat S1's een grotere mate van ACh hydroliserend enzym activiteit vertoonden per mg nat hersenweefsel dan S3's.³ Bennett et al. (1958) bepaalden de mate van deze activiteit in de cortex bij 241 S1 en 193 S3 ratten, variërend in leeftijd van 29 tot 500 dagen. Een variantie-analyse met betrekking tot de gemiddelde activiteit in het somesthetische en visuele areaal in de cortex, waarbij als factoren gehanteerd werden stam en leeftijd, leverde de volgende conclusies op:

- 1 er bestond een significant verschil tussen beide stammen ($p < .001$) in de zin, dat de activiteit per mg nat weefsel bij S1's hoger lag dan bij S3's;
- 2 er was een significant verschil tussen de leeftijdsgroepen ($p < .001$);
- 3 de interactie tussen beide factoren was niet significant.

Bij beide stammen nam de mate van activiteit scherp toe tot 60 dagen, waarna een

² Voor een beschrijving van de door hen gebruikte analyse, zie Bennett et al. (1960).

³ Voor methode van analyse, zie Rosenzweig, Krech en Bennett (1958 a, b) en Bennett, Krech en Rosenzweig (1963).

langzame stijging optrad tot ongeveer 100 dagen. Na 100 dagen trad er een geleidelijke afname in. Daar het cerebrum ook na 100 dagen nog in gewicht toenam, berekenden de onderzoekers de totale activiteit in de cortex (activiteit per mg gewicht \times gewicht van de dorsale cortex) bij dieren tussen 100 en 130 dagen. De gevonden waarden bleken constant over de onderzochte periode.

Bepaling van de ACh hydroliserend enzym activiteit per mg nat weefsel in de subcortex (waarbij als subcortex werd beschouwd het gehele cerebrum min de dorsale cortex) bij 140 S1 en 135 S3 ratten, variërende in leeftijd tussen 28 en 131 dagen, leverde eveneens significante verschillen op. Een soortgelijke variantie-analyse als met betrekking tot de corticale activiteit werd doorgevoerd, toonde aan, dat:

- 1 de subcorticale activiteit per mg nat weefsel bij S1's significant groter was dan bij S3's ($p < .001$);
- 2 dat er verschillen waren in de subcorticale activiteiten per mg nat weefsel tussen de leeftijdsgroepen ($p < .001$);
- 3 dat er een significante interactie bestond tussen stam en leeftijd ($p < .01$).

Beide stammen verschillen meer in de gemeten activiteit in de latere dan in de vroegere leeftijdsfasen. De curven voor beide groepen vertonen een scherpe piek bij 80 dagen. De totale subcorticale activiteit blijft na 80 dagen vrijwel constant.

Berekening van de relatieve variabiliteit, uitgedrukt in de coëfficiënt van variatie, leverde met betrekking tot de corticale activiteit voor S1's een gemiddelde waarde op van 5,70 en voor S3's van 5,73. Dit betekent, dat de individuele corticale activiteiten sterk gegroepeerd waren rond groepsgemiddelden. De gevonden corticale activiteit verschilde bij twee-derde van alle dieren minder dan 5,7% van het gemiddelde van de groep.

Met betrekking tot de subcorticale activiteit werden gemiddelde coëfficiënten van variatie gevonden van 4,42 voor de S1's en van 4,88 voor de S3's. Ook hier lagen de individuele waarden dus sterk gecentreerd rond het groepsgemiddelde.

In de cerebra van de S1's en S3's kon meer dan 95% van de ACh hydroliserend enzym activiteit teruggevoerd worden op acetylcholine esterase (AChE) en minder dan 5% op cholinesterase (ChE). (Bennett et al. 1958; Bennett, Krech en Rosenzweig, 1963.) De zojuist besproken resultaten van Bennett et al. (1958) kunnen dan ook volgens de onderzoekers beschouwd worden als betrekking hebbend op AChE activiteit. Rosenzweig (1964) vermeldt, dat S1's en S3's significant verschilden in zowel AChE als ChE activiteit.

De verschillen tussen beide stammen in de concentratie van ACh en de mate van AChE en ChE activiteit konden gerepliceerd worden door Pryor (1964). Het relatieve verschil in de concentratie van ACh was groter dan het relatieve verschil in de mate van AChE activiteit, hetgeen betekent dat de ratio ACh/AChE bij S1's groter was dan bij S3's (Rosenzweig 1964).

Pryor (1964) vond dat de cerebra van S1's significant meer serotonine bevatten per gram hersenweefsel dan de cerebra van S3's. Ofschoon de cerebra van S3's telkens zwaarder waren dan die van S1's, bleek bij twee van de drie onderzoeken de totale hoeveelheid serotonine in cerebro bij S3's significant lager te zijn dan bij S1's.

Met betrekking tot dihydroxyphenyl-pyrodruivenzuur decarboxylase (DOPAD) (het enzym, verantwoordelijk voor de synthese van serotonine), monoamino oxydase (MAO) (verantwoordelijk voor de afbraak van serotonine) en glutaminezuur decarboxylase (GAD) (verantwoordelijk voor de synthese van gamma-aminoboterzuur) bleken S1's significant hogere enzym specifieke activiteiten te vertonen dan S3's.⁴

⁴ Voor de methoden, gebruikt bij de bepaling van de concentratie van serotonine en de mate van activiteit van DOPAD, MAO en GAD, zie Pryor (1964).

Tussen beide stammen bestaat er geen verschil in de mate van activiteit van het enzym melkzuur dehydrogenase (Bennett et al. 1958) en percentage eiwit (Bennett et al. 1961).

2.4 Met betrekking tot convulsieve activiteit

Woolley et al. (1961, 1963) bepaalden voor beide stammen de E.S.T. en de M.E.S. De E.S.T. (electroshock seizure threshold) wordt bepaald als de minimale hoeveelheid wisselstroom in milliampères, geleverd gedurende 0.2 sec. door electrodes op de cornea, die in staat is een nauwelijks waarneembare clonische convulsie van de oren, kaken en voorpoten te weeg te brengen zonder verlies van evenwicht.

De M.E.S. (maximal electroshock seizure) bestaat uit tonische en clonische componenten. Bij de rat wordt de tonische fase verdeeld in tonische buiging gevolgd door tonische strekking van de ledematen. De fase van de tonische strekking vertegenwoordigt de maximale "seizure" activiteit, waartoe het zenuwstelsel in staat is. De duur ervan wordt beschouwd als een maat voor de spreiding of reverberatie van impulsen, betrokken bij de convulsies. De duur van de tonische buiging is evenredig aan de intensiteit van de toestand van inhibitie, die overwonnen moet worden, wil de tonische strekking verschijnen. "Thus, the longer the tonic extension and/or the shorter the tonic flexion the greater the convulsability" (Woolley et al. 1961, p. 516). S1's nu hadden een lagere E.S.T. dan S3's. Met betrekking tot de M.E.S. patronen bleken alle S3's de fase van de tonische strekking te vertonen; de fase was niet observeerbaar bij 72% van de S1's. "Thus the maze-bright animals have a seizure pattern which suggests a lesser reverberation of impulses in the brain as compared with the maze-dull, although excitation occurs more readily in the maze-bright" (Woolley et al. 1961, p. 516). De onderzoekers schrijven de gevonden verschillen tussen beide stammen althans ten dele toe aan verschillen in de ACh-AChE niveaus, die gerelateerd zijn aan de efficiëntie van neurale transmissie.

Burt (1962) bepaalde voor beide stammen de lethale dosis en de minimum dosis van picrotoxine, nodig voor het oproepen van aanvallen. Hij vond dat de minimale dosis bij S1's significant lager lag dan bij S3's; de lethale dosis daarentegen lag bij S1's significant hoger dan bij S3's.

Pryor (1964) tenslotte vermeldt preliminaire resultaten van Diamond, die er op duiden, dat de S3's een dichter netwerk van neuronen en glia in de cortex vertoonden dan S1's.

§ 3. *De mate van acetylcholine esterase activiteit en adaptief gedrag*

3.1 Krechevsky's theorie van het "hypothese" gedrag

Wanneer ratten geconfronteerd worden met onoplosbare problemen, vertonen zij over het algemeen geen onsystematisch gedrag. Ze ontwikkelen gewoontes zoals steeds naar rechts of naar links gaan, of steeds gaan naar die plaats, waar zij bij de voorafgaande trial het voedsel aantreffen. (Hamilton 1911.) Volgens Lashley (1929) treden ook bij oplosbare discriminatieproblemen vaak positie- en alternatie-responses op in de periode, die aan de oplossing voorafgaat. Hij uitte het vermoeden, dat deze responses beschouwd kunnen worden als "attempted solutions".

Krechevsky (1932 a, b, c; 1933 a, b) trachtte in een serie onderzoeken deze suggestie te verifiëren en nader uit te werken. Te dien einde ontwierp hij een doolhof van onderstaande vorm (fig. 1).

Door nu in ieder der vier onderdelen de plaats van de verlichte gang ad random te variëren over de trials, en evenzo de stand van de deur, kon hij een onoplosbaar

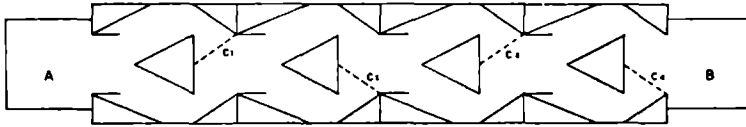


Fig. 1: Krechevsky's "multiple-unit-discrimination-box". A is "start-box", B is "goal-box"; C₁, 2, 3, 4 zijn deuren, die naar keuze een van beide gangen kunnen afsluiten. Boven ieder der gangen zijn lampen geplaatst, die de mogelijkheid scheppen bij ieder der vier identieke onderdelen een licht-donker discriminatie probleem te introduceren. (Krechevsky 1932 a).

probleem creëren. Immers noch het systematisch kiezen van de lichte of donkere gang, noch het systematisch naar links of rechts gaan, leidt bij voortdurend tot succes. Per dag kreeg iedere rat in deze doolhof tien trials, hetgeen betekent, dat hij veertig keuzen diende te maken.

Krechevsky maakte nu een onderscheid tussen acht keuze-typen:

naar de verlichte gang gaan;

naar de donkere gang gaan;

naar een gang gaan met dezelfde visuele stimulus-eigenschappen als de gang, die bij het voorafgaande onderdeel correct bleek;

naar een gang gaan met visuele stimulus-eigenschappen, tegengesteld aan die van de gang, die bij het voorafgaande onderdeel correct bleek;

naar links gaan;

naar rechts gaan;

naar dezelfde kant gaan als die, welke bij het voorafgaande onderdeel correct bleek;

naar de tegenovergestelde kant gaan als die, welke bij het voorafgaande onderdeel correct bleek.

De eerste vier keuze-typen hebben betrekking op de visuele stimuli, de laatste vier op de somesthetische stimuli.

Elke dag bepaalde hij voor ieder der ratten de frequenties, waarmee de acht keuze-typen optraden. Kwam een van deze typen voor met een frequentie, die hoger lag dan 73% van de veertig keuzen ($50\% + 3 \text{ sigma}$), dan beschouwde hij deze als niet op kans gebaseerd, als *systematisch*. Deze systematische keuzen gaf hij de naam van "hypotheses".

Krechevsky veronderstelde nu dat deze "hypotheses" ten grondslag liggen aan ieder leergedrag. Het dier kiest, volgens de anthropomorfistische zienswijze van de genoemde auteur, uit de aanwezige prikkels er een uit en gaat systematisch na of deze geschikt is als richtpunt bij het bereiken van het voedsel. Wanneer de hypothese niet geverifieerd kan worden, formuleert hij op basis van een der andere stimuli een volgende, zolang totdat er een bij voortdurend tot succes leidt.

Het "hypothese" gedrag vertegenwoordigt dus een vorm van doelgericht gedrag, waarbij het dier enige vorm van abstractie manifesteert in die zin, dat het afziet van een aantal stimulus-kenmerken van de situatie om zich te richten op een bepaalde eigenschap. Leren wordt door Krechevsky niet beschouwd als een continu proces, als een geleidelijke vorming van S-R connecties, maar als een discontinu formuleren en toetsen van hypotheses in functie van een oplossing.

Tolman (1932) nam het begrip over van Krechevsky en maakte het onder de naam "sign-Gestalt-expectation" tot een van de interveniërende variabelen in zijn gedrags-systeem; deze interveniërende variabelen beschouwt hij als de psychologische functies in termen waarvan het gedrag dient verklaard te worden.

In zijn onderzoekingen vond Krechevsky, dat er zowel veranderingen in de hypotheses

optraden als ook een gelijkblijven over een aantal dagen. Hypotheses bleken bovendien aanleerbaar. Als ratten, geconfronteerd met een onoplosbaar probleem, een bepaalde hypothese geadopteerd hadden, en vervolgens het probleem oplosbaar gemaakt werd met behulp van een andere hypothese, lieten zij de eerst gevonden hypothese vallen ten gunste van de tot succes leidende hypothese. Werde een eenmaal gevormde hypothese naderhand bij voortduring gekoppeld aan beloning, dan trad er geen verschuiving meer op van deze hypothese naar een andere. Een verandering van de experimentele opzet, in die zin voegde dat een eenmaal gevormde hypothese na enige tijd nooit meer tot een beloning leidde, bracht een verstoring van het systematisch gedrag teweeg.

Verder bleken er met betrekking tot het hypothesegedrag verschillen te bestaan tussen de door Tryon geselecteerde stammen. "Brights" van de zevende generatie bleken een grotere variabiliteit in hypothesen te vertonen dan "dulls" uit dezelfde generatie. Bovendien bleken de eerste meer hun hypothesen te baseren op somesthetische prikkels; de laatste daarentegen meer op visuele prikkels.

Een onderzoek naar het effect van corticale lesies op de diverse aspecten van het hypothesegedrag (Krechevsky 1935) toonde aan, dat ratten met lesies (tot 65% van de gehele cortex) minder hypothesen formuleerden dan niet-geopereerde dieren en dat de door hen geformuleerde hypothesen minder complex waren en gedurende een langere tijd gehandhaafd bleven dan de hypothesen van de normale ratten.

Bovendien vond Krechevsky dat destructie van tenminste twintig procent van de somesthetisch cortex en minder dan twintig procent van de visuele cortex resulteerde in een voorkeur voor hypothesen gebaseerd op visuele prikkels; destructie van meer dan 20% van de visuele cortex resulteerde altijd in een voorkeur voor hypothesen, gebaseerd op somesthetische prikkels, ongeacht de grootte van de destructie van de somesthetische cortex. "These phenomena are found not to be correlated with the *amount* of cortical tissue destroyed, but are shown to be a complex function of *at least two* anatomically delimited cortical areas". (p. 457).

De gemiddelde oppervlakte van de lesie bedroeg voor de "ruimtelijke" ratten 21,4% en voor de "visuele" dieren 23%. "It should be pointed out that the locus of the lesions *within* these two areas is not important, apparently, so long as *enough* of the area is destroyed" (p. 444).

Uit een test-retest onderzoek bij de controle-dieren van dit experiment bleek, dat hypothesegedrag stabiel bleef over een periode van tenminste vier weken.

3.2 Witkin's interpretatie van het zg. "hypothese" gedrag

Onderzoekingen van Witkin (1940, 1941, 1942) doen twijfel rijzen aan de juistheid van Krechevsky's interpretatie van het hypothesegedrag. Als hypothesen ten grondslag liggen aan het leren, moeten zij ook gevonden kunnen worden bij oplosbare problemen. Gebruik makend van een modificatie van Krechevsky's multiple-unit-discrimination-box, analyseerde Witkin de keuzen van ratten in drie situaties, waarin een oplossing van het probleem mogelijk was. Hij vond geen enkele vorm van systematisch gedrag bij veertien van de zestien dieren. Krechevsky daarentegen toonde aan, dat bij onoplosbare problemen alle ratten minstens een bepaalde vorm van systematisch gedrag manifesteerden.

Verder vond Witkin dat als hij de deuren in het apparaat verwijderde voor de aanvang van het onderzoek, alle ratten ten minste een vorm van systematisch gedrag (een hypothese) vertoonden. In een dergelijk geval is er volgens hem geen enkele reden tot het formuleren van hypothesen, omdat het probleem, waarvoor een hypothese uitkomst biedt, betrekking heeft op het leren vermijden van doodlopende gangen. Wan-

neer de deuren niet aanwezig zijn, zijn er ook geen doodlopende gangen; het probleem hoe deze gangen te vermijden doet zich niet voor en derhalve vervalt de bestaansreden voor hypothesen.

Witkin's argumentatie steunt op de aanname dat de zg. hypothesen van de ratten betrekking hebben op het leren vermijden van doodlopende gangen. Het is echter niet uitgesloten, dat de hypothesen betrekking hebben op het bereiken van voedsel. Wanneer in de eerste trial het dier, afgaande op een bepaald kenmerk van de doolhof, zonder enige frustratie zijn voedsel bereikt, dan is het goed denkbaar dat het gedrag van het dier bij de volgende trials bepaald wordt door het succesvol gebleken kenmerk van de doolhof. Mag men in dit geval ook bij afwezigheid van deuren geen hypothesen verwachten?

Een weerlegging van deze tweede, door Witkin niet geopperde interpretatie, ligt in Witkin's onderzoek zelf. Hij vond, dat een groot aantal ratten in een situatie, waarin geen deuren aanwezig zijn, meer dan een vorm van systematisch gedrag vertonen, hun hypothesen variëren. De vraag rijst, waarom de dieren in zo'n geval van hypothese veranderen, als de eerste hypothese al bij voortduring tot beloning leidde. De interpretatie van Krechevsky dat systematische gedragingen hypothesen vertegenwoordigen, die de basis vormen van het leren, lijkt in het licht van Witkin's onderzoekingen dan ook niet houdbaar.

Wat is dan de reden dat ratten wel een systematisch gedrag vertonen in onoplosbare en in probleemloze situaties en niet in oplosbare situaties? Volgens Witkin ligt deze reden in de aard van beide typen van situaties. Bij oplosbare problemen verwijst een bepaald kenmerk van het keuzepunt consistent naar de doodlopende gang. Dat betekent, dat specifiek leren met betrekking tot ieder keuzepunt mogelijk is. Naarmate dit leren voortschrijdt, wordt het voor de rat beter mogelijk zijn gedrag bij ieder keuzepunt zodanig te oriënteren, dat het voedsel zonder omwegen bereikt wordt.

Bij onoplosbare problemen is leren op ieder keuzepunt onmogelijk, omdat geen der kenmerken van dit keuzepunt enige aanwijzing bevat met betrekking tot de plaats waar de doodlopende gang zich bevindt; in probleemloze situaties is leren op ieder keuzepunt onnodig, omdat er geen sprake is van doodlopende gangen en dus van een oriëntatieprobleem. "The crucial difference between the free-choice and "insoluble" situation, on the one hand, and the "soluble" situations, on the other may be summarized with the statement that where the latter permit the selection and fixation of a specific sequence of responses (i.e. specific orientation at each choice point), the former make it *unnecessary* or *impossible*". One may put it another way and say that in the case of the "soluble" situations differential choicepoint behavior permits the animal to get to food most directly; in the case of both the free-choice and "insoluble" situations making a *different* choice at successive choice points proves no more direct than repeating the *same* choice". (Witkin 1940, p. 477).

Waarom herhaalt het dier dezelfde keuze, d.w.z. vertoont het een systematisch gedrag? Het antwoord is volgens Witkin gelegen in de aard van de procedure en het apparaat. Het dier dient iedere dag een groot aantal keuzen te maken in een snel tempo en in onderdelen van het apparaat, die identiek van vorm zijn. "Under these circumstances it becomes an "economy of response and movement" for the hungry animal hurrying to food to go on making the same choice in unit after unit. To put it differently, when the animal is confronted with essentially the same type of choicepoint situation time after time, it adjusts by making the same response over and over again – i.e. it behaves systematically". (Witkin 1940, p. 478). Met andere woorden de volgens Krechevsky op hypothesen gebaseerde systematische gedragingen dienen beschouwd te worden als primitieve vormen van aanpassing in een situatie, die een hogere, op leren gebaseerde vorm van aanpassing, onmogelijk of onnodig maken.

Blijft de vraag, waarom er veranderingen in het systematisch gedrag optreden in onoplosbare en probleemloze situaties. Teneinde hierop een antwoord te vinden, testte Witkin een aantal ratten in onoplosbare en probleemloze situaties, die verschilden in de graad van stimuluscomplexiteit van ieder der keuzepunten. Hij vond bij beide typen van situaties een positieve correlatie tussen de graad van keuzepunt-complexiteit en de frequentie van veranderingen in het systematisch gedrag.

Zijn resultaten vormen een aanwijzing, dat veranderingen in het systematisch gedrag afhangen van de heterogeniteit van de doolhof. Het dier schenkt selectief aandacht aan de diverse stimuluskenmerken van de situatie met als gevolg dat er in de tijd een verschuiving optreedt ten aanzien van wat perceptueel het meest opvallend is voor het dier. Deze verschuiving in de aandacht weerspiegelt zich in een overgang van een bepaalde vorm van systematisch gedrag naar een andere. Congruent hiermee is de bevinding van Witkin, dat bij een zeer langdurige confrontatie met het apparaat het dier steeds meer de neiging vertoont, een zelfde keuze te herhalen, keuzepunt na keuzepunt, trial na trial en dag na dag.

Een interpretatie die het systematisch gedrag bij onoplosbare problemen beschouwt als een elementaire vorm van aanpassing, gericht op het zo spoedig mogelijk verkrijgen van voedsel en die veranderingen in het systematisch gedrag toeschrijft aan verschuivingen in de selectieve aandacht ten aanzien van bepaalde stimuluskenmerken van de doolhof, lijkt beter te passen bij de experimentele resultaten dan een interpretatie van het systematisch gedrag en van de veranderingen, die in het systematisch gedrag optreden, in de zin van hypothesen, beschouwd als determinanten van doelgerichte ("if-then") gedragingen. Spence (1945) heeft geen bezwaar tegen het woord "hypothese", mits men hypothesen definiëert in statistische termen als "responses which occur within a block of trials with a frequency beyond the limits of chance expectancy". (p. 253).

3.3 Hypothesepreferentie en acetylcholine esterase activiteit; de onderzoeken van Krech, Rosenzweig en Bennett

Krechevsky's resultaten met betrekking tot het effect van lesies op het hypothese-gedrag vormden voor Krech et al. (1954) en voor Rosenzweig, Krech en Bennett (1958 a) de aanleiding tot een aantal onderzoeken naar een mogelijke relatie tussen hypothesepreferenties en de mate van acetylcholine esterase (AChE) activiteit in de cortex. De keuze van AChE als biochemische variabele baseerden ze op de theorie volgens welke acetylcholine (ACh) en AChE in het centrale zenuwstelsel een rol spelen bij de overdracht van prikkels van het ene neuron op het andere.

Tussen het axon van het ene neuron en de dendriet of het cellichaam van het volgende bevindt zich een kleine ruimte die overbrugd dient te worden, wil er sprake zijn van een transmissie van de impuls van het voorgaande neuron naar het volgende. De plaats waar deze transmissie plaatsvindt, wordt synaps genoemd. Een chemische substantie, transmitter genaamd, brengt de transmissie in de synaps tot stand.

Ten aanzien van de overdracht van prikkels van een neuron op een spiervezel, die ook in de vorm van synapstransmissie plaatsvindt, zijn er volgens Ruch et al. (1962) zeer veel aanwijzingen voor de opvatting dat acetylcholine deze neuromusculaire transmissie bewerkstelligt en wel op de volgende wijze: de depolarisatie van het ongemijl-niseerde uiteinde van het axon gedurende activiteit veroorzaakt de vrijmaking van een kleine hoeveelheid acetylcholine. Deze diffundeert in de kleine spleet tussen het uiteinde van de zenuw en de spiervezel-eindplaat en gaat een verbinding aan met een receptor in de eindplaat. Het gevolg hiervan is dat de permeabiliteit van het eindplaat-membraan voor alle ionen toeneemt. De membraan potentiaal verschuift hierdoor in

de richting van nul. Als de werking van de transmitter sterk genoeg is en het spiermembraan is prikkelbaar, dan ontstaat er, als het eindplaat-membraan gedepolariseerd is tot aan een bepaalde drempel, een impuls, die zich van het eindplaat-membraan uitbreidt in beide richtingen.

Het ACh wordt snel geïnactiveerd door het enzym acetylcholine esterase, dat in hoge concentratie voorkomt in het gebied van de eindplaat van het membraan. AChE bewerkstelligt de inactivatie van ACh door de hydrolyse ervan te bespoedigen. "The concentration of AChE in the end-plate region is sufficiently high to account for the destruction of ACh in a few milliseconds, in accord with the calculated duration of transmitter action at the end-plate. It is supposed that both ACh-receptor complexes (n.l. de eind-plaat receptor en het AChE) are in equilibrium with ACh. Therefore, as ACh is hydrolyzed by AChE, more ACh will dissociate from the receptor and, in turn, be hydrolyzed by the AChE. In this way, ACh can exert its transmitter action in the presence of high concentrations of AChE, but only briefly as required to prevent repetitive firing of the muscle fiber". (Ruch et al. 1962, p. 113).

Ofschoon het volgens Rosenzweig, Krech en Bennett niet duidelijk is, of ACh in het centrale zenuwstelsel een wezenlijke functie vervult bij de synapstransmissie, zijn er volgens de onderzoekers toch een aantal argumenten, die pleiten voor de rol van ACh als transmitter in het CZS. "Among such evidence Burgen and MacIntosh (1955) stress the following points: 1. the presence of relatively large amounts of ACh, ChA (choline acetylase, een enzym betrokken bij de synthese van ACh) and ChE in the central nervous system; 2. the high sensitivity of some central neurons to ACh; 3. the striking effects of anti ChE drugs, which can best be explained by assuming that they allow accumulation of ACh; 4. changes in the general level of neural activity are accompanied by transient changes in ACh content of the brain; 5. ACh is released at the cerebral cortex during physiological activity. Finally, there is some evidence (not without its counterevidence however) that ACh is necessary for conduction of the impulses along the neuron as well as for interneuron transmission" (Rosenzweig, Krech and Bennett, 1958 a, p. 370).

Hun veronderstelling nu was, dat de concentratie van ACh in het centrale zenuwstelsel, althans binnen bepaalde grenzen, positief gerelateerd is aan de efficiëntie van de synapstransmissie. De betere communicatie tussen neuronen, afhankelijk dus van de concentratie van ACh, zou dan een beter functioneren van het cerebrum betekenen. Omdat de bepaling van de concentratie van ACh in de cortex zeer moeilijk te realiseren is in verband met de snelle synthese en afbraak van deze substantie en de snelle veranderingen in concentratie in relatie tot de functionele toestand van het organisme, besloten zij zich te beperken tot de meting van de mate van AChE, waarvoor een betrouwbare chemische analyse bestond.⁵

Ze namen daarbij aan, dat de mate van AChE activiteit in nauw verband staat met de concentratie van ACh en er dus een goede index voor zou kunnen vormen. Hun hele redenering samenvattend: de mate van AChE activiteit in een bepaald deel van het cerebrum vormt een indicatie voor de mate waarin dat deel al dan niet goed functioneert.

Krechevsky's bevindingen, dat ruimtelijke of visuele preferenties bij een onoplosbaar probleem systematisch opgeroepen kunnen worden door het aanbrengen van lesies in de somesthetische en visuele arealen van de cortex, brachten Krech et al. (1954) tot de formulering van de volgende hypothese: de voorkeur van de rat voor visuele of ruimtelijke hypothesen bij het oplossen van een ruimtelijk-visueel probleem wordt bepaald door een relatief grotere AChE activiteit in het visuele, resp. somesthetische

⁵ Zie hoofdstuk I, 2.3.

areaal van de cortex cerebri.

Teneinde deze hypothese te toetsen, testten zij zestig ratten in het eerder beschreven apparaat (fig. 1), waarna ze uit deze groep negen ratten met een zeer sterke ruimtelijke en tien ratten met een zeer sterke visuele voorkeur selecteerden. Vervolgens bepaalden zij bij deze dieren de mate van AChE activiteit per mg nat weefsel in drie arealen (motorisch, somesthetisch en visueel).

Het bleek nu dat de visuele ratten een progressieve en statistisch significante toename vertoonden in AChE activiteit van het visuele areaal via het somesthetische naar het motorische. De "ruimtelijke" ratten manifesteerden dit patroon niet op zulk een consistente wijze. Verder bleken de ruimtelijke ratten een significant hogere AChE activiteit te vertonen dan de visuele ratten in de visuele en somesthetische arealen; met betrekking tot het motorische areaal konden geen significante verschillen worden aangetoond.

De grootste verschillen tussen beide groepen werden gevonden, wanneer de AChE activiteiten van het visuele en somesthetische areaal gemiddeld werden. Alle negen ruimtelijke dieren scoorden boven het totale gemiddelde (over alle negentien dieren), terwijl acht van de tien visuele ratten beneden dit gemiddelde bleven. "At present we would entertain two kinds of theoretical explanations to account for our data. The first would relate hypothesis preference to ChE dominance of one of the sensory areas. The second theory would posit a general "power" factor – high ChE activity in the sensory (cognitive?) areas makes for a more generally adaptive animal (more "intelligent")". (p. 996).

De eerste verklaring lijkt in het licht van de door hun gepubliceerde data zeer onwaarschijnlijk. Uit een door ons doorgevoerde statistische analyse blijkt namelijk, dat zowel de visuele als de ruimtelijke dieren een significant hogere AChE activiteit vertonen in het somesthetische areaal in vergelijking met het visuele (tekentoets: p-waarden resp. van .020 en .002). Berekening – voor ieder der dieren – van de verhouding tussen de mate van AChE activiteit in het somesthetische areaal en die in het visuele areaal leverde waarden op, die niet significant differentieerden tussen beide groepen (Mann-Whitney U toets: $U = 41$, $p > .10$).

Tot slot dient vermeld te worden dat de dieren, die bij het onderzoek werden gebruikt, afkomstig waren van drie stammen, nl. S1, S3 en een kruising tussen beide (S13). Het bleek dat de S1's over het algemeen ruimtelijke hypothesen manifesteerden en een grote mate van AChE activiteit vertoonden, de S3's merendeels visuele hypothesen en een relatief geringe mate van AChE activiteit te zien gaven, terwijl de S13's zowel ruimtelijke als visuele hypothesen vertoonden en met betrekking tot de AChE activiteit tussen S1's en S3's lagen.

De resultaten van het onderzoek, alhoewel positief, waren gebaseerd op een klein aantal ratten. Derhalve besloten Rosenzweig, Krech en Bennett (1958 a) het onderzoek op uitgebreidere schaal te herhalen. Zij vergeleken eerst bij 95 ratten de mate van AChE activiteit in het visuele, somesthetische en motorische areaal tussen beide hemisferen. De verschillen bleken voor geen der arealen significant. Een variantie-analyse met als factoren leeftijd, de drie genoemde arealen, en proefdieren leverde de volgende resultaten op:

1 De visuele, somesthetische en motorische arealen verschilden significant in de mate van AChE activiteit;

6 Bij hun eerste publicaties gebruikten Krech, Rosenzweig en Bennett de term ChE. Uit latere onderzoekingen (Bennett et al. 1958; Bennett, Krech en Rosenzweig, 1963) bleek, dat meer dan 95% van de door hen gemeten ACh hydroliserend enzym activiteit kon teruggevoerd worden op het enzym AChE en minder dan 5% op ChE. In latere publicaties prefereren de auteurs het gebruik van de term AChE.

2 er trad een significante afname op van de AChE activiteit in functie van de leeftijd van de dieren;

3 er trad een significant verschil op in de gemiddelde AChE activiteit tussen individuele dieren;

4 tussen het effect van de leeftijd en de mate van AChE activiteit in de corticale arealen trad een significante interactie op en wel in die zin, dat de afname in AChE activiteit in functie van de leeftijd kleiner was in het visuele areaal dan in de somesthetische en motorische arealen.

De proefdieren waren afkomstig van vijf stammen (S1, S3, S13 en twee door inteelt verkregen stammen uit het genetisch laboratorium van de Universiteit van California, GI en GB). Bij ieder van deze stammen bleek er een toename van AChE activiteit op te treden van het visuele areaal, over het somesthetische naar het motorische. Correlaties tussen de mate van AChE activiteit in het visuele, somesthetische en motorische areaal bleken significant voor dieren in de leeftijdsgroepen 80–125 dagen en 176–605 dagen. Dat de correlaties in de leeftijdsgroep 126–175 dagen geen significante uitkomsten opleverden, is volgens de auteurs mogelijk te wijten aan het geringe aantal dieren (13) in deze groep.

Tenslotte toetsten de onderzoekers de betrouwbaarheid van de gebruikte chemische analyse door bij dertig ad random geselecteerde dieren twee AChE bepalingen te doen met betrekking tot het linker visuele areaal. De correlatie – na Spearman-Brown correctie – tussen beide bepalingen bedroeg $+ .91$.

Met betrekking tot het gedrag bepaalden zij voor iedere rat in de ietwat gemodificeerde multiple-unit-discrimination-box een ruimtelijk-visuele preferentiescore op de volgende wijze: eerst berekenden ze per dag het percentage afwijking van vijftig procent met betrekking tot ieder der acht reeds eerder hier beschreven hypothesen. Vervolgens telden ze, voor de vier ruimtelijke en de vier visuele hypothesen afzonderlijk, de verkregen data op. Het verschil tussen beide totalen vormde een index voor de mate, waarin een rat op een bepaalde dag ruimtelijke of visuele hypothesen prefereerde. Door deze procedure gedurende drie opeenvolgende dagen te herhalen en de dagelijkse preferentiescores over deze dagen op te tellen, verkregen ze een totale visueel-ruimtelijke preferentiescore.

Een split-half betrouwbaarheidsbepaling bij 55 ad random geselecteerde dieren met betrekking tot de licht-donker scores leverde voor ieder van de drie dagen correlatiecoëfficiënten op (na Spearman-Brown correctie) van $+ .80$ of hoger, tussen de even en oneven trials op iedere dag. Correlering van de totale ruimtelijk-visuele preferentiescores, afzonderlijk berekend voor de even en de oneven trials gedurende drie dagen, leverde een correlatie op (na Spearman-Brown correctie) van $+ .74$. "on the basis of these correlations we can conclude that the reliability of our behavior-measurement-technique is acceptable and that our scoring method measures behavior which is rather consistent for the individual animal" (p. 376).

Teneinde te komen tot een vergelijking tussen de mate van AChE activiteit en hypothesepreferentie, deelden de onderzoekers alle 95 dieren op basis van hun preferentiescore in twee groepen in nl. een "visuele" en een "ruimtelijke" groep. Vervolgens bepaalden ze voor alle dieren de gemiddelde mate van AChE activiteit over het visuele en somesthetische areaal. Een variantie-analyse met betrekking tot deze laatste maat, waarbij als factoren gehanteerd werden het behoren tot de visuele resp. ruimtelijke groep en de leeftijd, leverde de volgende conclusies op:

1 verschillen in leeftijd gingen gepaard met significante verschillen in AChE activiteit ($p < .001$).

2 De ruimtelijke groep had een significant grotere AChE activiteit dan de visuele groep. ($p < .05$)

3 Er trad een interactie-effect op: de ruimtelijke dieren vertoonden een meer regelmatige afname van AChE activiteit in functie van de leeftijd dan de visuele dieren. Over een periode van 450 dagen trad er bij de ruimtelijke dieren een langzame en bijna lineaire afname op in AChE activiteit, terwijl bij de visuele dieren de AChE activiteit zeer snel afnam tussen 110 en 230 dagen, waarna een stabiel niveau gehandhaafd bleef.

Een product-moment correlatie tenslotte bij alle dieren, die ouder waren dan 125 dagen, tussen de totale ruimtelijk-visuele preferentiescore (gehanteerd als continue variabele) en de gemiddelde AChE activiteit over het visuele en somesthetische areaal leverde een waarde op van $+ .28$. Deze is significant groter dan nul ($p = .05$).

"The following general conclusion seems warranted: individual differences in hypothesis behavior are correlated in a systematic fashion with the level of cortical ChE activity and with progressive change in such levels as a function of age" (p. 388).

Bij de interpretatie van hun resultaten gaan de onderzoekers uit van de observatie, dat praktisch alle ratten gedurende de eerste trials in de onoplosbare situatie een preferentie vertoonden voor het binnengaan in de verlichte gangen. Dit betekent, dat die dieren, die in hun totale ruimtelijk-visuele preferentiescore een voorkeur voor ruimtelijk gedrag te zien gaven, van hypothese-dimensie veranderd moeten zijn, terwijl de ratten, die in de totale preferentiescore een visueel gericht gedrag manifesteerden, gefixeerd bleven op de oorspronkelijke stimulusdimensie. Het feit nu, dat nagenoeg alle ratten aanvankelijk een visuele hypothese vertoonden, wijst er volgens de onderzoekers op, dat licht in de door hen gecreëerde situatie de meest dominante prikkel vormt. De mate, waarin een dier tenslotte toch ruimtelijke hypothesen prefereerde, vormt volgens hen een index voor de mate, waarin het dier in staat was geen acht meer te slaan op de in een situatie meest dominante stimulus.

Waar in de onoplosbare situatie het gaan naar verlichte gangen niet bij voortduring tot succes leidt, betekent het niet meer reageren op de meest dominante stimulus een vorm van adaptief gedrag. De auteurs beschrijven dit adaptief gedrag als een vorm van habituatie, waarbij zij deze term definiëren op dezelfde wijze als Hernández-Peón en Scherrer (1955) nl. als eenvoudig leren niet te reageren op stimuli, die voor het organisme van geen betekenis blijken.

Deze habituatie wordt waarschijnlijk tot stand gebracht door inhibitoire impulsen uit de formatio reticularis. Hagbarth en Kerr (1954) toonden aan, dat inhibitie van afferente impulsen (habituatie) ook teweeggebracht kan worden door elektrische stimulatie van motorische en sensorische arealen in de cortex. Deze hogere centra oefenen mogelijkerwijze hun inhibitoire invloed uit via hun connecties met de formatio reticularis.

Dat stimulatie in een zintuiggebied kan leiden tot inhibitie van afferente transmissie in een andere zintuigmodaliteit, blijkt uit een onderzoek van Hernández-Peón, Scherrer en Jouvét (1956). Deze onderzoekers registreerden de impulsen in de nucleus cochlearis van een kat, die blootgesteld werd aan repetitieve tik-stimuli. Het confronteren van de kat met een muis in een glazen beker leidde tot een aanzienlijke verzwakking van de impulsen in deze nucleus. Verwijdering van de muis leidde tot een herstel van de oorspronkelijke amplitudo der impulsen. Het schijnt, volgens de onderzoekers, alsof het concentreren van de aandacht op een bepaald zintuiggebied tot op zekere hoogte afhangt van een actief proces van inhibitie van afferente transmissie in de andere sensorische modaliteiten.

Rosenzweig, Krech en Bennett suggereren nu, dat het niet van betekenis blijken van de aanvankelijk dominante visuele stimulus voor het succesvol doorlopen van de doolhof leidt tot een habituatie met betrekking tot deze stimulus. Deze habituatie zou dan tot stand gebracht worden door inhibitoire impulsen vanuit de corticale arealen. De mate

waarin deze arealen in staat zijn tot het produceren van inhibitorische impulsen hangt af van de mate van AChE activiteit in deze arealen, welke een index vormt voor het goed functioneren ervan. "We wish to suggest that the central initiation of afferent habituation may require a given rate of cortical ACh metabolism. The rats that are normally visual in our maze are those that do not "habituate" to the illumination cue – a cue that does not help them solve the problem – and therefore these visual rats are animals which do *not* learn "not to respond to stimuli, which tend to be insignificant for the organism". Such rats, we have seen, are the animals that tend to show a relatively low level of ChE activity. These are the animals whose perceptual selectivity is limited to the dominant stimulus". (Rosenzweig, Krech en Bennett, 1958, p. 396).

Habituatie nu, ten aanzien van de dominante visuele stimulus is een noodzakelijke voorwaarde voor het veranderen van hypothese-preferentie. Alleen als het dier zich los kan maken van de visuele stimulus, is het in staat zich te richten op andere stimuluskenmerken in de situatie. "Thus, our correlation between spatial-visual *preferences* and ChE activity may be but another way of expressing a correlation between individual differences in rate of *habituation* and cortical ACh metabolism". (ibid. p. 397). Zowel in het onderzoek van 1954 als in dat van 1958 werden een aanzienlijk aantal dieren gebruikt, afkomstig van de S1 en S3 stammen. Van de voorvaders van deze stammen was reeds bekend, dat ze verschilden in hun voorkeur voor resp. ruimtelijke en visuele hypothesen. (Krechevsky, 1933 a). De vraag rijst nu, of de gevonden samenhang tussen hypothese-preferentie en mate van AChE activiteit verwijst naar een causaal verband, ofwel berust op het feit, dat beide stammen zowel verschillen in hypothese-preferentie als in AChE activiteit, zonder dat tussen beide een oorzakelijk verband bestaat. Met andere woorden, bestaat er een direct verband tussen beide variabelen of een indirect, via een gemeenschappelijk basis, nl. het stamverschil? Bovendien ligt aan de conclusie, dat verschillen in hypothesen verwijzen naar verschillen in de snelheid van ACh metabolisme, de hypothese ten grondslag, dat deze verschillen in snelheid van ACh metabolisme weerspiegeld worden in verschillen in corticale AChE activiteit.

Teneinde na te gaan of er een causale relatie bestaat tussen hypothese-preferentie en de snelheid van ACh metabolisme, besloten Rosenzweig, Krech en Bennett (1956, 1958) de laatste experimenteel te variëren. Hierbij maakten zij gebruik van pentobarbital natrium, waarvan door McLennan en Elliot (1951) was aangetoond dat het de snelheid van synthese van ACh in vitro reduceerde. De onderzoekers formuleerden de volgende hypothese: "Animals with low rates of cortical ACh metabolism are relatively incapable of ignoring the dominant visual cue. Therefore, pentobarbital, by depressing ACh metabolism, should increase light-going behavior" (Rosenzweig, Krech en Bennett, 1956, p. 371).

Bij het onderzoek maakten de onderzoekers gebruik van proefdieren, die alle afkomstig waren van de S13 stam. De dieren werden, na ingedeeld te zijn in drie groepen, gedurende een zevental dagen getest op het onoplosbare ruimtelijk-visuele discriminatie probleem. Groep I fungeerde als controle-groep. De dieren van groep II kregen gedurende de eerste vier dagen vijftien minuten voor iedere sessie een intraperitoneale injectie van 10 mg per kg lichaamsgewicht pentobarbital toegediend. Bij een vooronderzoek bleek, dat deze dosis geen reducerend effect had op de voedselconsumptie in de doolhof en de motivatie van de dieren niet nadelig beïnvloedde. Wel trad bij de meeste geïnjecteerde ratten enige motor-incoördinatie op, die echter geen effect had op de looptijd in de doolhof. Bij enkele dieren werd de dosering ietwat verminderd om een al te grote motor-incoördinatie te vermijden. De dieren van groep III ontvingen eenzelfde dosis pentobarbital als die van groep II gedurende de vijfde, zesde en zevende testdag.

De resultaten van het onderzoek waren als volgt: de dieren van groep I vertoonden gedurende de eerste trials op de eerste dag een hoog percentage van binnentreden in de verlichte gangen. Dit percentage nam echter snel af tot kansniveau, waarna over de eerste vier testdagen en ook nadien licht-, donker-, links- en rechts-hypothesen in ongeveer gelijke frequenties optraden.

Bij groep II daarentegen bleef over de eerste vier testdagen het percentage van binnentreden in de verlichte gangen zeer hoog. Gedurende deze dagen was het enige type van hypothese, dat voorkwam, de licht-hypothese. Op de vijfde en zesde dag, toen de injectie met pentobarbital achterwege bleef, nam de frequentie waarmee deze hypothese optrad, weliswaar af, maar bleef toch significant hoger dan bij de dieren van groep I op dezelfde dagen. Toediening van pentobarbital op de zevende dag deed de frequentie weer toenemen.

Groep III tenslotte vertoonde gedurende de eerste vier dagen een soortgelijke verdeling van hypothesen als groep I. Toediening van pentobarbital op de volgende drie dagen deed het aantal malen, dat het dier binnenging in de verlichte gangen, enigszins toenemen. Alleen op de zesde dag echter was er met betrekking hiertoe een significant verschil met groep I aantoonbaar ($p = .05$). Op de vijfde en zesde dag, toen groep III pentobarbital kreeg toegediend en groep II niet, bleken de percentages van "light-going" keuzen tussen beide groepen niet significant te verschillen.

Om na te gaan, of pentobarbital een eenvoudig fototropisme veroorzaakte, testten de onderzoekers de dieren van groep II acht dagen na het eigenlijke experiment gedurende een viertal dagen op ruimtelijk oplosbare problemen. Ondanks het feit, dat de dieren op dat tijdstip pentobarbital kregen toegediend, vertoonden een groot aantal van hen een progressieve toename van ruimtelijke hypothesen. "Though learning was rather slow (and though a few animals remained light-going throughout) the test indicated that animals under pentobarbital can ignore the lighted alleys and tend to adopt the consistently rewarded cue" (ibid, 1958 p. 395).

Omdat pentobarbital het sterkste effect vertoonde wanneer de situatie nieuw was voor de dieren, concludeerden de onderzoekers tot een interactie tussen biochemische en op ervaring gebaseerde variabelen. De resultaten van het pentobarbital experiment zijn volgens hen consistent met de hypothese, dat verschillen in patronen van adaptief gedrag samenhangen met verschillen in de snelheid van corticaal ACh metabolisme. Wat de algemene activiteit in de doolhof betreft, merken de onderzoekers op dat er met betrekking hiertoe tussen de controle-dieren en de met pentobarbital behandelde grote verschillen bestonden. Ondanks het feit dat bij de laatste enige motorische incoördinatie optrad, bereikten zij over het algemeen eerder de "goal-box" dan de controle-dieren. Twee redenen waren daarvoor aanwijsbaar. In de eerste plaats liepen ze harder en in de tweede plaats besteedden ze minder tijd aan explorerend, "vicarious trial - and - error" gedrag dan de controle dieren. Bovendien vertoonden de pentobarbital dieren gedurende de eerste testdagen een sterke neiging een aantal malen hetzelfde gangetje binnen te gaan alvorens de andere gang te proberen. Het gehele gedrag van deze dieren werd gekenmerkt door een zeer sterke stereotypie.

3.4 Commentaar

Aan de interpretatie van de resultaten, zoals ze door Rosenzweig, Krech en Bennett wordt gegeven, kleven ernstige bezwaren. Sommige ervan worden door de onderzoekers zelf genoemd, wanneer ze stellen dat het bepaald niet zeker is dat pentobarbital in de gegeven dosering de snelheid van corticaal ACh metabolisme reduceert. De mogelijkheid bestaat dat er naast een corticaal effect ook een formatio reticularis effect optreedt, ofwel alleen dit laatste (Rosenzweig, Krech en Bennett 1958).

Wat de reductie van de snelheid van ACh synthese betreft, lijkt een extrapolatie van de *in vitro* conditie naar de *in vivo* conditie op zijn minst problematisch. Bovendien is het mogelijk dat pentobarbital nog andere effecten bewerkstelligt. (Rosenzweig, Krech en Bennett, 1960).

Daarnaast is zeer bezwaarlijk, dat de interpretatie in termen van habituatie door althans een deel der resultaten wordt tegengesproken. De volgende punten, geformuleerd in de terminologie van Krech, Rosenzweig en Bennett zelf, kunnen hierbij worden genoemd:

1 De dieren van groep II bleven over de eerste vier testdagen gedurende welke ze onder invloed stonden van pentobarbital, zeer sterk gefixeerd op de licht-hypothese. Binnen de gegeven interpretatie betekent dit, dat er gedurende deze dagen geen habituatie optrad met betrekking tot de visuele stimulus. Zo er al bij dieren, die behandeld worden met pentobarbital, een habituatie ten aanzien van de visuele stimulus optreedt, dan in ieder geval niet binnen vier dagelijkse sessies.

Wanneer dezelfde dieren echter na acht dagen wederom onder invloed van pentobarbital geconfronteerd worden allereerst gedurende de eerste dag met het onoplosbare ruimtelijk-visueel probleem en vervolgens op een viertal daarop volgende dagen met ruimtelijk oplosbare problemen, dan vertonen ze weliswaar de eerste dag een sterke licht-hypothese, de daarop volgende dagen echter merendeels ruimtelijke hypothesen. Met andere woorden hun preferentie voor de licht-hypothese is niet zo groot, dan dat de dieren niet ontdekten dat ruimtelijke hypothesen tot meer succes leidden. Het ontdekken van het succesvol zijn van ruimtelijke hypothesen impliceert dat de dieren niet uitsluitend gericht waren op de visuele stimulus. Dat zij deze ontdekking bovendien zo snel deden, lijkt in tegenspraak met de eerdere bevinding, dat er binnen vier dagen geen habituatie ten aanzien van de visuele stimulus optrad.

2 Bij de dieren van groep III had pentobarbital nagenoeg geen effect op de frequenties, waarmee de diverse hypothesen optreden. De onderzoekers suggereren, dat pentobarbital alleen een effect heeft, wanneer de situatie nieuw is. Dit zou betekenen, dat de dieren van groep II, na op de vijfde en zesde dag vrij van pentobarbital te zijn geweest, op de zevende dag, toen ze weer pentobarbital toegediend kregen, geen verandering in de frequenties, waarmee de diverse hypothesen optraden gedurende de voorgaande twee dagen zouden moeten vertonen. De situatie is immers voor hen bepaald niet nieuw. Het tegengestelde is echter het geval. Op de zevende dag vertonen deze dieren weer een hogere frequentie van de licht-hypothese dan in voorgaande twee dagen.

3 De dieren van groep I vertoonden een snelle habituatie ten aanzien van de dominante visuele stimulus, en wel omdat deze stimulus voor het organisme irrelevant bleek. De ruimtelijke stimuli ten aanzien waarvan vervolgens hypothesen worden geformuleerd, zijn echter op precies dezelfde wijze als de visuele stimulus irrelevant voor het organisme.

Men zou dus moeten verwachten dat ook ten aanzien van deze stimuli een habituatie optreedt. Met als gevolg dat na habituatie aan zowel de visuele als de ruimtelijke stimuli, er een onsystematisch, een ad random-gedrag zou moeten optreden. Immers ieder richtpunt dat tot een ordening van het gedrag zou moeten leiden, blijkt irrelevant en roept dus een habituatie eraan op. Van een ad random-gedrag blijkt echter uit resultaten niets.

Een belangrijke vraag, waarop de onderzoekers geen antwoord geven, is die naar de variabiliteit van het hypothesegedrag. Als zij constateren dat zowel bij groep I als bij groep III de frequenties waarmee de diverse hypothesen optreden binnen iedere groep, niet veel van elkaar verschillen dan zijn er twee mogelijkheden: ofwel de dieren in elke groep veranderen iedere dag van hypothese, ofwel ieder dier kiest een hypothese, die

blijft voortbestaan over alle testdagen, waarbij de kans voor iedere hypothese om gekozen te worden door een dier, voor alle hypothesen nagenoeg gelijk is. De analyse van de gegevens, zoals ze door de onderzoekers werd doorgevoerd, maakt een differentiatie tussen beide alternatieven onmogelijk.

Het tweede alternatief zou echter in overeenstemming zijn met Witkin's (1940) opvatting dat aan het systematische gedrag bij onoplosbare problemen een elementaire vorm van aanpassing ten grondslag ligt nl. een "economy of response and movement". Dieren maken daarbij wel telkens dezelfde keuze, zonder dat dit echter hoeft te impliceren dat ze geen acht slaan op andere stimuli, dan die waarop hun keuze wordt gebaseerd. Het effect van pentobarbital zou kunnen bestaan in het induceren van een systematisch of stereotyp gedrag in de zin van "economy of response and movement". In het licht van deze interpretatie wordt het duidelijk waarom pentobarbital geen effect heeft op het gedrag van de dieren van groep III. Deze hadden nl. al lang voor de toediening van pentobarbital een stereotyp gedrag ontwikkeld. Dat de dieren van groep II wanneer ze onder invloed van pentobarbital geconfronteerd worden met ruimtelijk oplosbare problemen merendeels tot ruimtelijke hypothesen komen, zou zijn reden kunnen vinden in het feit dat ze, ondanks hun stereotype naar het licht gaan, aandacht blijven schenken aan de overige stimuluskenmerken. Zodra deze de grondslag kunnen vormen voor een meer economisch gedrag, schakelen de dieren van het ene systematische gedrag over naar het andere. Het – een systematisch gedrag oproepend – effect van pentobarbital zal tenslotte bij de dieren van groep II, wanneer ze voor het eerst geconfronteerd worden met het onoplosbare probleem, aanleiding geven tot de licht-hypothese, omdat licht de meest dominante stimulus is in deze situatie. Niet verklaard kan worden waarom de dieren van groep II op de vijfde en zesde dag een afname en op de zevende dag weer een toename van de frequentie van naar het licht gaan vertonen. Uit de resultaten van Rosenzweig, Krech en Bennett blijkt echter dat de frequenties van licht-keuzen op alle dagen bij de dieren van groep II significant hoger liggen dan bij groep I. Bovendien vermelden de onderzoekers niet of deze afname en toename significant is. Wanneer deze afname en toename niet significant blijkt te zijn, vervalt daarmee het tweede door ons aangevoerde argument tegen de juistheid van de door Rosenzweig, Krech en Bennett gegeven verklaring.

De reden waarom pentobarbital het door ons gesuggereerde effect oproept blijft duister. Wel dient te worden vermeld dat Arduini en Arduini (1954) vonden dat barbituraten de activiteit van de formatio reticularis gemakkelijker onderdrukken dan die van andere delen van het centrale zenuwstelsel. Mogelijkerwijze bestaat er een verband tussen de activiteit van de formatio reticularis en de door ons beschreven vorm van systematisch gedrag.

3.5 Verdere onderzoeken met betrekking tot de relatie tussen hypothesepreferentie en acetylcholine esterase activiteit

Een argument, dat pleit voor de juistheid van de door ons voorgestelde interpretatie vormen de resultaten van een onderzoek van Moroz (1959). Deze trainde gedurende drie dagen twaalf ratten in de multiple-unit-discrimination-box op een ruimtelijk oplosbaar probleem (naar links gaan). Vervolgens schakelde hij over naar het onoplosbare ruimtelijk-visuele probleem, na de ratten verdeeld te hebben in twee gelijke groepen. Groep I ontving van de vierde tot en met de zesde dag een saline injectie en van de zevende tot en met de negende een pentobarbital natrium injectie (20 mg. per kg lichaamsgewicht). Groep II ontving dezelfde injecties maar in omgekeerde volgorde. Alle dieren vertoonden gedurende de eerste drie dagen een links-hypothese, op de eerste paar trials na, die gekenmerkt werden door op het licht gebaseerde keuzen. Op

de vierde tot en met de zesde dag kwamen bij groep I de vier hypothesen (licht-donker-links-rechts) in ongeveer gelijke frequenties voor; groep II demonstreerde gedurende deze dagen echter een uitgesproken voorkeur voor de links-hypothese. De frequenties, waarmee de diverse hypothesen optraden gedurende de zevende tot en met de negende dag, bleken bij groep I ongeveer gelijk te zijn aan de frequenties op de drie voorafgaande dagen. Bij groep II bleef gedurende deze dagen de voorkeur voor de links-hypothese dominant.

Ook bij dit experiment is het op basis van de gepubliceerde data niet mogelijk uitsluitend te krijgen op de vraag of de ongeveer gelijke verdeling van de hypothesen, die groep I vertoont van de vierde tot en met de negende dag, ontstond omdat de dieren van deze groep iedere dag van hypothese veranderden, ofwel omdat ieder dier een bepaalde hypothese over alle dagen handhaafde. Onder de aanname, dat het tweede alternatief juist is, blijkt de eerder voorgestelde verklaring van de werking van pentobarbital ook hier toepasbaar.

De dieren van groep I, op de vierde dag geconfronteerd met een onoplosbaar probleem, gaan na enig exploreren over tot een "economy of response and movement" in die zin, dat hun gedrag gaat bepaald worden door een der stimuluskenmerken. Toediening van pentobarbital vanaf de zevende dag heeft geen effect, omdat een systematisch gedrag zich reeds ontwikkeld heeft. De dieren van groep II daarentegen adopteren op de vierde dag onder invloed van de pentobarbital onmiddellijk een systematisch gedrag, en wel op basis van de stimulus, die op dat ogenblik het meest dominant is, nl. de ruimtelijke. Vanaf de zevende dag ontwikkelen ze geen sterke voorkeur voor andere hypothesen, omdat ze in de voorgaande dagen in de onoplosbare situatie al een bepaald systematisch gedrag hebben geadopteerd.

Een interpretatie in termen van habituatie kan geen verklaring geven voor het feit, dat de dieren van groep II ook gedurende de laatste drie dagen van het onderzoek een sterke voorkeur blijven vertonen voor de links-hypothese. Men zou verwachten, dat deze dieren op deze dagen zouden leren niet te reageren op stimuli die voor hen irrelevant zijn, i.c. de ruimtelijke stimuli.

Chow en John (1958) ondernamen een meer directe poging om na te gaan of de concentratie van ACh in de cortex het doelhofgedrag van ratten beïnvloedde. Ze maakten daarbij gebruik van twee anticholinesterase farmaca nl. physostigmine (eserine) en diisopropylfluorofosfaat (DFP), welke ze ofwel in de visuele of somesthetische cortex, ofwel in een van de laterale ventrikels injecteerden. De gebruikte doseringen waren daarbij voor de corticale injecties zeven microgram eserine of DFP in 0,10 ml. saline en voor de intraventriculaire injecties twee, vier en zeven microgram van deze stoffen in 0,05 ml. saline. Verwacht werd dat de remming van het cerebrale cholinesterase leiden zou tot een toename van de concentratie van ACh in de cortex, welke op zijn beurt een verschuiving van visuele naar ruimtelijke hypothesen zou bewerkstelligen. De ratten in hun onderzoek waren afkomstig van drie stammen: S1's, S3's en S13's.

Na een preliminaire training van zes dagen, waarbij aan de ratten ofwel een onoplosbaar of een progressief oplosbaar probleem in de multiple-unit-discrimination-box werd gegeven, werden de dieren met het onoplosbare ruimtelijk-visuele probleem geconfronteerd, de eerste twee dagen onder invloed van het farmacon, de volgende twee dagen na een saline injectie en tenslotte twee dagen zonder enige injectie. Dit schema werd voor dezelfde ratten tot vijf keer toe herhaald.

De resultaten geven geen significante verschillen te zien in hypothese-gedrag tussen de drie geïntroduceerde condities. Wel waren in 70% van de gevallen gedragsstoornissen onder invloed van de farmaca evident. Deze varieerden van excessief wassen, "groomen" en kauwen tot tremor, ataxie en motor-incoördinatie. Na intraventriculaire

injecties trad bovendien soms een draaien op, contralateraal ten aanzien van de plaats waar de injectie werd toegediend. Ofschoon deze veranderingen volgens de onderzoekers een aanwijzing vormen voor een verandering in de concentratie van corticaal ACh, bleef verandering van hypothesegedrag achterwege. Chow en John concluderen dan ook dat hypothesegedrag niet afhangt van de corticale concentratie van ACh.

In een kritische bespreking van dit onderzoek stellen Rosenzweig, Krech en Bennett (1959), dat de resultaten van Chow en John wel congruent zijn met hun eigen resultaten. De dieren in Chow en John's experiment hadden voor de toediening van de farmaca al een aanzienlijke ervaring opgedaan in de doolhof; de doolhof was voor hen niet nieuw. In een dergelijke situatie vonden Rosenzweig, Krech en Bennett dat pento-barbital geen effect had op het hypothesegedrag. Bovendien heeft volgens hen DFP een dermate lange werkingsduur, dat de dieren onder saline en injectieloze condities nog onder de invloed van DFP waren.

In een repliek op deze kritische beschouwingen merken Chow en John (1959) op, dat zo dit laatste argument opgaat voor DFP, dit niet het geval is bij de toediening van eserine. De resultaten van hun onderzoekingen differentieerden echter niet tussen DFP en eserine. Bovendien zo stellen zij, bevatten de resultaten van Rosenzweig, Krech en Bennett een merkwaardige paradox: "Although cortical acetylcholine levels are presumed not to affect the performance of established response patterns, a pattern established with a cortical acetylcholine level altered by a drug becomes modified when the acetylcholine level is restored after the drug is discontinued" (p. 64).

Dat de relatie tussen AChE activiteit en hypothesegedrag niet zo simpel is als aanvankelijk werd voorgesteld, blijkt uit een onderzoek van Peirce (1959). Deze testte een aantal ratten, afkomstig van de S13 en S3 stammen, in de multiple-unit-discrimination-box, waarvan de deuren waren weggenomen. Bepaling van de totale ruimtelijk-visuele preferentie-score in een dergelijke probleemloze situatie en correlering van deze met de mate van AChE activiteit (bepaald door het gemiddelde te nemen van de AChE activiteit per mg. nat weefsel in het visuele en somesthetische areaal) leverde een correlatie op van -0.44 . Dit betekent dat een meer op ruimtelijke stimuli gericht zijn, gepaard ging met een geringere AChE activiteit dan een grotere preferentie voor op visuele prikkels gebaseerd gedrag. Deze correlatie is significant ($p = .02$) en tegengesteld in teken, vergeleken met de correlatie van $+0.28$, welke door Rosenzweig, Krech en Bennett (1958) werd gevonden tussen beide variabelen bij een onoplosbaar probleem. De negatieve correlatie bleek ook aanwezig te zijn binnen beide stammen (S13 : $r = -0.51$; S3 : $r = -0.33$). Bovendien was zij aantoonbaar op de eerste testdag (bij S13 : $r = -0.29$; S3 : $r = -0.31$).

Dat ook in deze probleemloze situatie licht aanvankelijk de dominante stimulus was, blijkt uit het feit dat van de 28 geteste dieren er 22 op de eerste testdag een significant percentage op het licht gebaseerde keuzen demonstreerden. De onderzoeker concludeert, "that the most important finding of the present experiment is that normally occurring differences in cortical cholinesterase activity are related to behavioral differences" (p. 171).

De vraag blijft, hoe deze resultaten verklaard kunnen worden. Een interpretatie in termen van habituatie gaat niet op. Eenvoudig leren niet te reageren op prikkels die voor het organisme irrelevant zijn, blijkt onnodig omdat er geen irrelevante stimuli zijn. Iedere prikkel kan als richtpunt dienen bij het zo snel mogelijk vinden van voedsel.

Een aanduiding voor een interpretatie in andere termen is te vinden in Witkin's (1941) bevindingen, dat de variabiliteit van het gedrag in lineaire doolhofsituaties afhangt van de mate van complexiteit van de keuzepunten, en dat deze variabiliteit afneemt naarmate het dier gedurende langere tijd met deze situatie wordt geconfronteerd. Deze

variabiliteit nu zou zijn oorzaak kunnen vinden in de neiging van het dier de omgeving waarin het verkeert, nader te exploreren. In een probleemloze situatie kan deze neiging zeer wel in overeenstemming gebracht worden met de behoefte van het dier aan voedsel. Het exploratieve gedrag in zulk een situatie leidt nergens tot een frustratie van de behoefte aan eten, omdat geen enkele gang versperd is. Naarmate de nieuwigheid van de situatie minder wordt, zal de behoefte aan exploreren afnemen en zal het principe van "economy of response and movement" gaan overheersen.

In het licht van Peirce's resultaten zou dit betekenen, dat dieren met een relatief hoge corticale AChE activiteit ofwel minder behoefte hebben aan exploreren, ofwel een snellere afname van deze behoefte vertonen. Zodra hun nieuwsgierigheid bevredigd is, kiezen de dieren een bepaalde hypothese, die dan verder blijft voortbestaan. De licht-hypothese, gebaseerd op de meest dominante stimulus, lijkt daarbij wel de voorkeur te hebben.

Een merkwaardig resultaat van Peirce verdient nog vermelding. Ofschoon tussen de twee bij het onderzoek gebruikte stammen geen significante verschillen gevonden werden in de mate van corticale AChE activiteit, bleken de dieren van de S13 stam een grotere ruimtelijke oriëntatie te vertonen dan de dieren van de S3 stam. Deze bevinding pleit tegen de opvatting, dat er een direct causaal verband bestaat tussen de mate van AChE activiteit en ruimtelijk hypothese-gedrag.

3.6 Tolerantie van stimulus ambiguïteit en acetylcholine esterase activiteit

Zoals reeds eerder opgemerkt, beschouwen Rosenzweig, Krech en Bennett het veranderen van visueel naar ruimtelijk hypothese-gedrag in een onoplosbare situatie als een hogere vorm van adaptief gedrag dan het laten voortbestaan van visuele hypothesen. Om nu de relatie tussen de mate van corticale AChE activiteit en deze vorm van adaptief gedrag meer verfijnd te kunnen bestuderen, ontwikkelen Krech, Rosenzweig en Bennett (1956) een nieuwe experimentele procedure. Deze komt hierop neer, dat een dier wordt geconfronteerd met een progressief oplosbaar probleem in de multiple-unit-discrimination-box.

In de progressief oplosbare situatie wordt het patroon van verlichte gangen en open deuren zo gearrangeerd, dat op de eerste experimentele dag ieder richtpunt (links, rechts, licht, donker) slechts 50 procent van alle keren geassocieerd wordt met de open gang; op de tweede dag wordt een bepaald richtpunt 63% van alle keren gekoppeld aan de open gang; op de derde dag wordt hetzelfde richtpunt 70% van alle keren geassocieerd met de open gang enz. totdat op de zesde dag dit richtpunt ten alle tijde naar de open gang verwijst. Op basis van de in een dergelijke situatie verkregen data kunnen ruimtelijke en visuele preferentie-scores worden berekend en wel als volgt: te beginnen met de tweede dag wordt het aantal keuzen bepaald, dat gebaseerd is op het steeds meer tot succes leidende richtpunt. Somming van deze aantallen over alle dagen levert een waarde op, die aangeeft de mate waarin het dier dit richtpunt preferereert.

De onderzoekers testten nu twee groepen ratten op een dergelijk probleem. Bij de eerste groep, die bestond uit 14 S1's, 3 S3's en 12 S13's, werd *licht* in toenemende mate gekoppeld aan de open gang; bij de tweede groep, die bestond uit 15 S1's, 2 S3's en 7 S13's trad er een toenemende associatie op van *links* met de open gang. Na het onderzoek bepaalden de onderzoekers bij alle dieren op de reeds eerder beschreven wijze de mate van corticale AChE activiteit. Op basis van deze maat werden de dieren in iedere groep verdeeld in twee subgroepen: de hoge AChE dieren, bij wie de mate van corticale AChE activiteit boven het groepsgemiddelde lag en de lage AChE dieren die onder het groepsgemiddelde lagen.

Wat nu de resultaten van groep I betreft, blijkt er een verschil te bestaan tussen lage en hoge AChE-dieren in de frequentie, waarmee ze de verlichte gangen kiezen. Deze frequentie ligt bij de lage AChE dieren op iedere dag hoger dan bij de hoge AChE dieren. De curves van beide subgroepen met betrekking hiertoe lopen vrijwel parallel. Het totaal aantal malen, dat een verlichte gang naar een geopende deur verwees, bedroeg over de gehele testperiode 187. De hoge AChE subgroep koos de verlichte gang over deze periode gemiddeld 187 maal; de lage AChE subgroep 204,28. Het verschil tussen beide getallen blijkt significant; de correlatie tussen visuele preferentiescore en mate van AChE activiteit bedraagt —.62.

De frequenties waarmee de lage en hoge AChE dieren van groep II de linker gang kozen, vertonen geen significante verschillen (gemiddeld resp. 192,42 en 194,33). Wel blijkt er een significant verschil te bestaan tussen lage en hoge AChE dieren in de snelheid, waarmee de frequentie van links-keuzen over de dagen toenam. Op de eerste dag was deze frequentie bij de lage AChE dieren geringer dan bij de hoge; op de volgende dagen echter was het omgekeerde het geval. De curves van beide subgroepen verschillen niet significant van lineariteit. De correlatie tussen ruimtelijke preferentiescore en mate van AChE activiteit bedraagt in deze groep —.50.

Op basis van hun resultaten stellen de onderzoekers, dat "the behavior of the high ChE animals of both groups suggests that these animals can maintain a pattern of choices very close to the actual probability situation whether the specified stimulus is the lighted alley or the left alley. The animals with a relatively low ChE level, on the other hand, cannot maintain a "probabilistic" response to the same extent, but instead "overshoot" the mark. Another way of phrasing the observed correlations in this connection is to say that the degree to which an animal can "tolerate" ambiguity is positively correlated with its ChE level, since a stimulus which is only partially differentially reinforced may properly be defined as an "ambiguous stimulus" (p. 267). Waar nu een grotere tolerantie van stimulusambigüiteit volgens hen een grotere flexibiliteit impliceert in het discrimineren tussen verschillende dimensies in een complexe stimulus situatie, verwijst een dergelijke tolerantie naar een capaciteit tot meer adaptief gedrag. Omdat hoge AChE dieren in staat zijn tot een grotere tolerantie dan lage AChE dieren, mag men concluderen tot een positieve correlatie tussen AChE activiteit en adaptief gedrag.

Het nadeel van een dergelijke interpretatie is, dat het begrip adaptief gedrag zijn zin verliest. Het gedrag van een dier is immers adaptief in de mate, waarin het dier in staat is om op basis van de in de situatie vigerende kenmerken zo efficiënt mogelijk, dat wil zeggen met zo min mogelijk frustraties, zijn eten te bemachtigen. Welnu, dieren, die in een bepaalde situatie in hun keuzegedrag de waarschijnlijkheden, waarmee de diverse alternatieven tot succes leiden, weerspiegelen, hebben minder succes bij het zonder frustratie verkrijgen van hun eten dan dieren, die in een dergelijke situatie persistent het alternatief kiezen dat met de grootste waarschijnlijkheid verwijst naar geopende deuren.

Een voorbeeld moge dit verduidelijken. Veronderstel een T-vormige doolhof, waarbij het gaan naar links in 70% van alle gevallen leidt tot het vinden van eten en het naar rechts in 30%. Een dier dat in 70% van de gevallen gaat naar links en in 30% naar rechts zal in 70% van het aantal malen, dat hij naar links gaat, eten vinden en in 30% van het aantal keren, dat hij naar rechts gaat. In totaal zal het dier in

$$\frac{70}{100} \times \frac{70}{100} + \frac{30}{100} \times \frac{30}{100} = 58\% \text{ van het totaal aantal keren arriveren in de}$$

goalbox waarin zich eten bevindt. Een dier echter, dat bij voortdurend gaat naar de richting, waar zich met de meeste waarschijnlijkheid eten bevindt, dus links, zal in 70% van alle gevallen te eten krijgen. In een dergelijke situatie is het gedrag van het laatste

dier meer efficiënt, meer adaptief, dan dat van het eerste.

De hoge AChE dieren in Krech, Rosenzweig en Bennett's experiment, die een "probability behavior" vertonen, zullen in hogere frequentie geconfronteerd worden met gesloten deuren dan de lage AChE dieren. Tenzij men het begrip "adaptief gedrag" definieert in termen van de mate van ingewikkeldheid van het gedrag, zonder daarbij te refereren aan het doel, dat met dit gedrag wordt nagestreefd, moet men wel besluiten, dat het juist de lage AChE dieren zijn, die in deze situatie het meest adaptieve gedrag vertonen. Zo men al wil besluiten tot een relatie tussen de mate van AChE activiteit en adaptief gedrag, dan toch moet deze relatie op basis van de bestaande resultaten, gekarakteriseerd worden als een *negatieve* en niet als een *positieve*.

3.7 Commentaar

Overzien we nu het geheel van resultaten, verkregen in de onderzoeken naar een samenhang tussen de mate van corticale AChE activiteit en adaptief gedrag, dan komen de volgende punten naar voren. Ratten van de S1 stam vertonen bij onoplosbare ruimtelijk-visuele problemen over het algemeen een voorkeur voor ruimtelijke hypothesen; ratten van de S3 stam daarentegen voor visuele hypothesen (Krech et al. 1954). Ditzelfde geldt ook voor hun voorvaders, Tryon's "brights" en "dulls" (Krechevsky, 1933 a). Ten aanzien van dit verschil in voorkeur zijn twee interpretaties mogelijk:

1 Het verschil tussen Tryon's ratten in doolhofdocibiliteit heeft niet enkel betrekking op de door Tryon gecreëerde doolhofsituatie maar weerspiegelt – meer algemeen – een verschil in vermogen tot adaptief gedrag. In Krechevsky's onoplosbare situatie komt dit verschil in adaptief vermogen tussen beide stammen hierin tot uiting, dat de "brights" de aanvankelijk dominante visuele stimulus kunnen gaan negeren ten gunste van de minder dominante ruimtelijke stimuli, de "dulls" daarentegen tot een dergelijk geen acht meer slaan op niet of in veel geringere mate in staat zijn.

2 Tryon's selectie op doolhofdocibiliteit geschiedde althans ten dele in feite op de relatieve dominantie van ruimtelijke versus visuele stimuli bij de door hem gebruikte dieren. Het door hem gecreëerde typisch ruimtelijke probleem begunstigde die dieren, die van nature(?) geneigd waren af te gaan op ruimtelijke stimuli, meer dan die dieren, die zich primair lieten leiden door visuele prikkels. Met andere woorden de door Tryon verkregen verschillen in doolhofdocibiliteit tussen beide stammen weerspiegelen de mate, waarin voor beide stammen ruimtelijke stimuli dominant zijn.

Dit verschil in ruimtelijke dominantie komt tot uiting in Krechevsky's onoplosbare situatie, waar de "brights" zeer snel tot ruimtelijke hypothesen overgaan, de "dulls" daarentegen zich bepalen tot visuele prikkels. Tussen ofwel het adaptief vermogen ofwel de mate van ruimtelijke dominantie en de mate van corticale AChE activiteit, die bij S1's en S3's significant blijkt te verschillen, bestaat ofwel een causaal verband ofwel een toevallige relatie, gebaseerd op het feit dat beide stammen zowel met betrekking tot de gedragsvariabele als met betrekking tot de biochemische variabele verschillen. Een door Krech et al. (1954) geformuleerde hypothese, die tot doel had een relatie te stellen tussen ruimtelijke versus visuele preferentie enerzijds en de mate van AChE activiteit in het somesthetische versus het visuele areaal in de cortex anderzijds, kon op basis van de gevonden resultaten niet worden geaccepteerd. Het lijkt dan ook onaannemelijk een causaal verband te veronderstellen tussen de mate van AChE activiteit in bovengenoemde arealen en de mate van ruimtelijke of visuele dominantie. Wat het causaal verband betreft tussen adaptief vermogen en de mate van corticale AChE activiteit, stellen Rosenzweig, Krech en Bennett (1956, 1958) de hypothese, dat verschillen in adaptief vermogen teruggevoerd kunnen worden op verschillen in de

mate van habituatie. De mate, waarin een dier tot habituatie in staat is, zou dan afhangen van de mate van corticale AChE activiteit. De onderzoekers vonden inderdaad een positieve, zij het geringe correlatie tussen de ruimtelijk-visuele preferentiescore bij het onoplosbare probleem en de mate van corticale AChE activiteit. Het daarna door hen doorgevoerde experiment, waarbij zij de snelheid van ACh synthese trachtten te manipuleren met behulp van pentobarbital natrium, leverde echter meer resultaten op, die pleiten tégen dan vóór een interpretatie van het adaptief vermogen in termen van habituatie. Hetzelfde geldt voor het experiment van Moroz (1959).

Problemen, inherent aan het door hen gebruikte farmacon, buiten beschouwing gelaten, lijkt een causaal verband tussen adaptief vermogen, geformuleerd als habituatie en de mate van corticale AChE activiteit niet bewezen.

In het experiment, waarbij ze ratten confronteerden met een progressief oplosbaar probleem, definiëerden Krech, Rosenzweig en Bennett (1956) het begrip adaptief vermogen op een andere wijze en wel als de mate, waarin een dier stimulus-ambigüiteit kan tolereren. De mate van corticale AChE activiteit zou daarbij dan positief correleren met de mate van deze tolerantie. De resultaten van hun onderzoek verwijzen echter meer naar een negatieve dan naar een positieve correlatie tussen AChE activiteit en adaptief gedrag.

Het meest neutraal blijft Peirce (1959) waar hij opmerkt dat de belangrijkste bevinding van zijn experiment is, dat er een samenhang bestaat tussen verschillen in de mate van corticale AChE activiteit en gedragsverschillen.

Een merkwaardig punt bij de hier besproken onderzoeken is, dat geen van de onderzoekers, met uitzondering van Peirce, de onderzoeken van Witkin noemt, laat staan in de discussie betreft. Witkin's onderzoeken toch werpen een geheel ander licht op het gedrag van ratten in onoplosbare en probleemloze situaties en kunnen het uitgangspunt vormen voor een andere, mogelijk meer perspectieven biedende interpretatie van de door Krech, Rosenzweig en Bennett, Moroz en Peirce gevonden resultaten. Wanneer een rat wordt geconfronteerd met een situatie, waarin hij in korte tijd een groot aantal keuzen moet maken en waarin geen enkele van de stimuli bij voortduring verwijst naar de open gangen, zal hij een zo economisch mogelijk gedrag gaan vertonen bij het verkrijgen van zijn voedsel. Het meest economische gedrag in lineaire doolhoven is dat gedrag, waarbij eenzelfde stimulus steeds als richtpunt dient bij de te kiezen gangen. Het resultaat hiervan is systematisch gedrag, dat gedefiniëerd mag worden als hypothese, mits men aan deze term alleen een statistische betekenis toekent en geen "als-dan" betekenis.

De vraag rijst, waarom S1's bij voorkeur een ruimtelijke hypothese kiezen als meest economisch gedrag, terwijl S3's daarentegen een visuele hypothese prefereren. Een mogelijk antwoord op deze vraag ligt in de reeds eerder door ons gedane suggestie, dat Tryon's selectie op doolhofdocibiliteit in feite althans ten dele geschiedde op de relatieve dominantie van ruimtelijke versus visuele stimuli bij de door hem gebruikte dieren. Daar de door hem gecreëerde doolhof nagenoeg uitsluitend een appèl deed op het gericht zijn op ruimtelijke stimuli, werden die dieren die al van nature geneigd waren af te gaan op ruimtelijke stimuli, meer begunstigd dan de dieren, voor wie visuele stimuli het meest dominant waren.

Voor deze suggestie en tegen een interpretatie van de verschillen in doolhofdocibiliteit in termen van verschillen in adaptief vermogen, pleiten de onderzoeken van Searle (1949), Petrinovich (1963) en Rosenzweig (1964). Searle vond dat, over alle door hem onderzochte leersituaties genomen, er geen enkele evidentie bestaat voor de opvatting, dat de "dulls" ten allen tijde inferieur zijn aan de "brights" wat doolhofdocibiliteit betreft. Petrinovich kon tussen deze beide stammen geen enkel verschil vinden in de prestaties bij het oplossen van een visueel discriminatieprobleem. Rosenzweig toonde

aan, dat S1's significant meer fouten maakten bij een visueel discriminatieprobleem dan S3's.

Het lijkt nu aannemelijk dat in een onoplosbare situatie dieren bij de keuze van het meest economische gedrag zich laten leiden door die stimuli, die voor hen het meest dominant zijn. Dit betekent, dat in een dergelijke situatie S1's over het algemeen ruimtelijke hypothesen zullen vertonen en S3's visuele. Het verschil tussen beide stammen in hypothesepreferentie bij onoplosbare problemen verwijst dus binnen deze interpretatie niet naar verschillen in adaptief vermogen of habituatie, maar naar verschillen in sensorische preferentie, die zich uiten in een systematisch gedrag volgens Witkin's principe van de "economy of response and movement". Deze "economy of response and movement" laat verder de mogelijkheid open tot het ontdekken van de relevante stimuli, wanneer een probleem oplosbaar wordt gemaakt.

Suggesties voor een antwoord op de vraag, waarom nagenoeg alle ratten aanvankelijk in een onoplosbare ruimtelijk-visuele situatie op het licht gericht gedrag vertonen, zijn te vinden in een tweetal conclusies, waartoe Witkin op basis van zijn resultaten komt. Deze conclusies luiden:

- 1 de variabiliteit van het gedrag hangt samen met de complexiteit van de keuzepunten;

- 2 de variabiliteit van het gedrag neemt af naarmate het dier langer met een bepaalde situatie wordt geconfronteerd.

Beide constateringenvormen een argument voor de stelling, dat hongerige dieren, wanneer ze met een nieuwe situatie worden geconfronteerd, niet enkel gericht zijn op het verkrijgen van voedsel, maar ook proberen informatie over deze situatie in te winnen, met andere woorden exploratief bezig zijn. Naarmate de situatie meer informatief of complex is, zal het exploratieve gedrag groter zijn en gedurende langere tijd gehandhaafd blijven. Daar nu een verlichte gang rijker is aan visuele stimuli dan een donkere gang, zal de exploratie van een verlichte gang langer gehandhaafd blijven dan die van een donkere gang.

Het lijkt aannemelijk te veronderstellen, dat de relatief hoge frequentie van binnentreden in de verlichte gangen gedurende de eerste trials positief gerelateerd is aan de grotere stimulus-complexiteit van deze gangen. Wanneer tengevolge van het exploreren de nieuwheid van de situatie verdwenen is, zal het dier overgaan tot een "economy of response and movement", zal het een bepaalde hypothese gaan kiezen, waarbij dan de aard van de hypothese bepaald wordt door de relatieve dominantie, die de visuele en ruimtelijke stimuli voor het dier bezitten.

De exploratieve tendens van de rat in een nieuwe, onoplosbare situatie evoceert een voortdurend keuzegedrag, waarbij de tendens-naar-het-voedsel-toe telkens gefrustreerd wordt door de afgesloten gangen. Het gedrag volgens het principe van "economy of response and movement" daarentegen impliceert een tot een minimum teruggebracht keuzegedrag, gericht op het zo snel mogelijk verkrijgen van voedsel, waarbij het aspect van de omweg in dit min of meer automatische gedrag is verdisconteerd.

Het lijkt dan ook waarschijnlijk, dat gesloten deuren bij een dier, dat zich volgens het "economy" principe gedraagt, minder frustrerend zijn dan voor een dier dat, explorerend bezig, tegelijkertijd gericht is op het verkrijgen van voedsel. Daar komt nog bij, dat dit exploreren bij de eerste trials optreedt, dat wil zeggen in die fase waarin de onoplosbaarheid van het probleem zich nog niet ten volle heeft gemanifesteerd, waarin dus het aantreffen van gesloten deuren nog niet het karakter van onvermijdbaarheid heeft gekregen.

Geheel anders ligt deze zaak bij een probleemloze situatie. Hier kan het dier via iedere weg zonder frustratie en even snel zijn voedsel bereiken. Exploreren in een dergelijke situatie betekent niet: gefrustreerd worden met betrekking tot het verkrijgen van eten.

De beloning voor een voortdurend alert zijn bij ieder keuzepunt is telkens het aantreffen van relatief nieuwe stimuli. Wanneer deze beloning achterwege blijft ten gevolge van het feit, dat er geen nieuwe stimuli meer aanwezig zijn, zal het dier terugvallen op een minimaal keuzegedrag, nl. een "economy of response and movement".

Brengen we nu deze overwegingen in verband met de resultaten van de onderzoeken naar de relatie tussen de mate van AChE activiteit en hypothesegedrag, dan blijkt het volgende:

1 Dieren met een lage AChE activiteit vertonen meer exploratief gedrag in een probleemloze situatie dan dieren met een hoge AChE activiteit.

2 In een onoplosbare ruimtelijk-visuele situatie gaan zowel de dieren met een hoge AChE activiteit, als die met een lage AChE activiteit na enig exploreren snel over tot het "economy" principe, waarbij de S1's bij voorkeur ruimtelijke, de S3's daarentegen bij voorkeur visuele hypothesen adopteren.

3 In een progressief oplosbare situatie gaan de dieren met een lage AChE activiteit zeer snel over tot het meest economisch gedrag, terwijl dieren met een hoge AChE activiteit in hun gedrag het waarschijnlijkheidskenmerk van de stimuli weerspiegelen.

4 In een onoplosbare situatie vertonen dieren onder invloed van pentobarbital het "economy" principe; dit verhindert hen echter niet om als de situatie oplosbaar gemaakt wordt, de relevante stimulus als richtpunt voor hun gedrag te kiezen.

Het lijkt mogelijk deze vier punten in een hypothese samen te vatten: Dieren met een lage AChE activiteit hebben een sterkere of langer aanwezig blijvende tendens tot exploreren dan dieren met een hoge AChE activiteit, mits deze exploratieve tendens niet leidt tot een frustratie van de eveneens aanwezige honger-"drive". Is deze frustratie wel aanwezig, dan exploreren dieren met lage AChE activiteit evenveel of minder dan dieren met een hoge AChE activiteit. Het effect van pentobarbital bestaat in het remmen van de exploratietendens, met als gevolg een vrijwel direct optreden van "economy"-gedrag in een onoplosbare situatie.

Daar – op een uitzondering na – alle hier geciteerde onderzoeken betrekking hebben op het gedrag van S1's, S3's en S13's mag het niet uitgesloten worden geacht dat in deze hypothese hoge en lage AChE activiteit vervangen dienen te worden door de termen S1 en S3. Het is zeer wel mogelijk, dat de verschillen in de sterkte van de exploratieve tendens primair berusten op stamverschillen en niet op verschillen in AChE activiteit. Deze suggestie doet de vraag rijzen of Tryon's selectie op doolhofdocibiliteit niet althans ten dele berustte op een selectie op de sterkte van de exploratieve tendens. Tryon gebruikte bij zijn selectie-experiment als criterium de foutenscore, waarbij als een fout werd beschouwd het binnentreden in een niet tot voedsel leidende gang. Het probleem is echter of de dieren doodlopende gangen betraden omdat ze niet wisten dat deze doodlopend waren, of omdat ze door nieuwsgierigheid werden gedreven. Voorzover dit laatste alternatief medebepalend is voor het gedrag, zal een hogere foutenscore verwijzen naar een grotere exploratieve tendens. Een interpretatie van Tryon's resultaten in slechts één dimensie, de doolhofdocibiliteit, lijkt bepaald voorbarig.

§ 4. Inductie van verschillen in acetylcholine esterase activiteit tussen ratten

4.1 Genetische selectie op basis van acetylcholine esterase activiteit

In de besproken onderzoeken werd het gedrag beschouwd als de onafhankelijke variabele en de mate van AChE activiteit als de afhankelijke. De gevonden samenhang tussen beide kan verwijzen naar een oorzakelijk verband of naar een onderliggende variabele nl. de stam. De vraag rees of het mogelijk is de gevonden samenhang te repliceren met de mate van AChE activiteit als onafhankelijke variabele en het gedrag

als afhankelijke bij andere stammen dan de tot nu toe gebruikte.

Te dien einde startte Roderick (1960) in 1955 in de laboratoria van Krech, Rosenzweig en Bennett een genetisch selectieprogramma met het doel stammen te ontwikkelen die verschilden in de mate van corticale AChE activiteit per mg. nat weefsel. Uitgangspunt hierbij vormden twee heterogene kolonies van ratten, afkomstig van het Genetics Department van de Universiteit van California te Berkeley (U.S.A.), de RC's en de RD's. "A double first cousin mating system was used in each generation and in each line throughout the experiment" (p. 1124).

Wederkerige kruisingen vonden plaats tussen twee worpen binnen iedere lijn in iedere generatie, paringen ad random tussen de leden van de twee worpen. Na de geboorte van de jongen uit deze paringen werden de vaders gedood en hun cerebra geanalyseerd met betrekking tot de mate van corticale AChE activiteit per mg nat weefsel.⁷ In het geval van de hoge AChE activiteit lijn werd in beide worpen het nageslacht van de vader met de hoogste AChE activiteit gebruikt voor verdere kruisingen; in het geval van de lage AChE activiteit lijn het nageslacht van de vader met de laagste AChE activiteit.

"Selection was successful almost immediately, and the lines remained apart in the succeeding generations" (p. 1127). "There were no overlappings of the high and low distributions for generations five and six for the RC lines and generations two, four, five and six for the RD lines" (p. 1127).

Gedurende het selectieprogramma bestudeerde Roderick ook andere variabelen dan de mate van corticale AChE activiteit. Te beginnen met generatie S₂ bepaalde hij bij alle dieren, waarbij de biochemische analyse plaats vond, de lengte en de breedte van het cerebrum. Het bleek, dat in beide dimensies de hoge AChE-lijnen kleiner waren dan de lage AChE-lijnen.

Bij de tweelingzusters van de voor de analyse gebruikte dieren van de S₆ en S₇ generaties van de vier lijnen bepaalde hij het soortelijk gewicht van het cerebrum. Dit bleek bij de dieren van de hoge AChE-lijnen significant groter te zijn dan bij de dieren van de lage AChE-lijnen. Het gewicht van het cerebrum was bij de hoge AChE-lijnen significant lager dan bij de lage AChE-lijnen; hetzelfde gold voor het lichaamsgewicht.

Vervolgens ging hij na of er tussen de dieren van de vier lijnen verschillen bestonden in de mate van subcorticale AChE activiteit per mg nat weefsel, waarbij als subcortex werd beschouwd het cerebrum minus de cerebrale cortex. Er bleek een significant verschil te bestaan in de mate van subcorticale AChE activiteit tussen de dieren van de hoge en van de lage AChE-lijnen. De positieve correlaties tussen subcorticale en corticale AChE activiteit bleken bij alle vier lijnen zeer significant. Bepaling van de samenhang tussen de AChE activiteit in de visuele en somesthetische arealen in de cortex enerzijds en in het motorische areaal anderzijds leverde een positieve correlatie op die significant is. Roderick besluit: "The similarity of magnitude of the correlations suggests that selection for ChE in an area of the cortex will affect the ChE in the unselected subcortex almost as greatly as ChE in any unselected area of the cortex" (p. 1135).

Correlering van de mate van corticale AChE activiteit met de grootte van het cerebrum leverde een significante negatieve correlatie op; het soortelijk gewicht van het cerebrum was significant positief gerelateerd aan de mate van corticale AChE activiteit. Cerebrumgewicht en lichaamsgewicht correleerden hoog met elkaar, terwijl beide negatief gecorreleerd bleken met de mate van corticale en subcorticale AChE activiteit. Bennett et al. (1960) bepaalden bij een aantal dieren van de vier stammen (in het vervolg gecodeerd als RDH, RDL, RCH en RCL, waarbij H staat voor een hoge en L

⁷ Voor methode van analyse, zie Krech, Rosenzweig en Bennett (1956).

voor een lage AChE activiteit) de acetylcholine concentratie in cerebro. De RCH stam bleek een ACh concentratie te bezitten, die ongeveer 9% hoger lag dan die van de RCL stam. Het verschil tussen beide stammen was significant ($p = 0.05$). Het verschil in concentratie tussen de RDH en RDL stammen was zeer miniem (RDH 0.6% hoger dan RDL) en niet significant. "These results seem to support our hypothesis that the genetic mechanisms controlling cholinesterase activity and acetylcholine concentration in rat brain are independent. If this be true, one might expect various ratios of acetylcholine to cholinesterase to occur in nature" (p. 788).

Pryor (1964) deed bij een aantal dieren van de RDH en RDL stammen een onderzoek naar de concentratie van serotonine en de activiteit van AChE, ChE, MAO, DOPAD en GAD in cerebro. De RDH's verschilden niet van de RDL's in termen van serotonine concentratie, maar bleken wel een significant lagere totale hoeveelheid serotonine te bezitten dan de RDL's. De activiteit per mg weegsel van ChE en van AChE lag bij RDH's hoger dan bij RDL's, terwijl het omgekeerde het geval was met betrekking tot de activiteit van DOPAD en van GAD. De activiteit per mg weefsel van MAO in de cortex bleek hoger bij RDH's dan bij RDL's; in de activiteit van dit enzym in de subcortex werden tussen beide stammen geen verschillen gevonden.

4.2 De K-stam

Een tweede fok-programma werd uitgevoerd door Rosenzweig, Krech en Bennett (1960). Zij besloten een nieuwe stam te creëren door de S1 en S3 stammen met elkaar te kruisen. Twee overwegingen leidden tot het ontstaan van deze nieuwe stam (in het vervolg gecodeerd als K-stam).

1 "If our hypothesis was wrong and it was merely fortuitous that the S1 strain was both superior in learning ability and higher in cerebral ChE activity than the S3 strain, then the association between the behavioral and biochemical traits would be expected to disappear among the animals of the K-strain. That is, correlations between error scores and ChE activity within the K-strain would tend to approach zero if the genetic determinants of learning ability and brain ChE reassorted randomly. If, on the other hand, our hypothesis was valid and there was an intrinsic relation between cerebral ChE activity and learning ability those animals of the K-strain that had higher ChE activity would tend to show fewer errors in the learning tasks; that is, correlations between ChE and errors would be negative.

2 The second consideration which suggested the desirability of working with an S1 \times S3 cross derived from the same reasoning. Our previous tests involving correlational analysis were hampered by the restricted range of ChE activity within the S1 and S3 strains. It was thought that the K-strain would be more heterogeneous than the S1 or the S3 strain, and that using the K strain would therefore increase the probability of obtaining a significant correlation, if an intrinsic correlation between behavior and ChE did in fact exist" (p. 484).

De onderzoekers vermelden nergens of het gebied, waarbinnen de AChE waarden vallen, in deze K-stam groter was dan in de S1 en S3 stammen.

4.3 Het effect van een verblijf in stimulus-rijke en stimulus-arme situaties op acetylcholine esterase activiteit

Onderzoekingen van Boell, Greenfield en Shen (1955), Sperti en Sperti (1959) en Pepler en Pearse (1957) brachten Krech, Rosenzweig en Bennett (1960 b) ertoe een onderzoek te doen naar het effect van de complexiteit van de omgeving op de mate van AChE activiteit in cerebro. Boell, Greenfield en Shen vonden dat verwijdering van

een oog bij kikkerlarven leidde tot een deficiëntie in AChE activiteit in de contralaterale optische kwabben. Sperti en Sperti toonden aan, dat unilaterale doorsnijding van de pedunculi cerebelli bij ratten leidde tot een significante afname in de mate van AChE activiteit in de cortex cerebelli; deze afname was ipsilateraal groter dan contralateraal. In de nuclei hypothalami, die te maken hebben met de water excretie, vertoonden ratten die op een hoog zout dieet waren gesteld, een grotere AChE activiteit dan controle dieren (Pepler en Pearse, 1957). Bovendien vonden Krech, Rosenzweig en Bennett (1960 a) dat ratten met corticale lesies in de ene hemisfeer een toename vertoonden in de mate van AChE activiteit in de intacte cortex van de contralaterale hemisfeer.

In hun onderzoek naar het effect van de complexiteit van de omgeving op de mate van AChE activiteit creëerden Krech, Rosenzweig en Bennett (1960 b) drie verschillende condities. In de eerste conditie, ECT genaamd, werden telkens tien dieren, wanneer ze 25 dagen oud waren, geplaatst in een grote kooi waarin zich allerlei voorwerpen bevonden. Iedere dag kregen de dieren in groepen van vijf gelegenheid gedurende dertig minuten te exploreren in de Hebb-Williams doolhof, waarvan de tussenschotten iedere dag veranderd werden. Vanaf het tijdstip, dat ze zestig dagen oud waren, volgden de dieren bovendien een trainingsprogramma in de Lashley III doolhof, de Dashiell-doolhof en de multiple-unit-discrimination-box. Bij iedere trial van ieder probleem kregen de dieren als beloning een 50 mg glucose tabletje. Wanneer de dieren tussen 100 en 110 dagen oud waren, werden ze gedood waarna bepaling van de AChE activiteit plaats vond.

In de tweede conditie, IC genaamd, verbleven dieren vanaf de 25ste dag na hun geboorte tot de ongeveer 100ste dag in individuele kooien in een zeer geluid-arme omgeving. Wanneer de ECT ratten glucose tabletten kregen, werden deze ook gegeven aan de IC ratten. Gedurende de hele periode werden de dieren nimmer aangeraakt of opgenomen behalve voor het wegen.

De derde groep van dieren werd gedurende dezelfde periode als de voorgaande twee groepen gehuisvest onder de normale laboratoriumconditie, SC genaamd, d.w.z. drie ratten in iedere kooi. Een keer per week werden ze vastgepakt in verband met het schoonmaken der kooien, voor de rest werden ze alleen nog aangepakt bij het wegen. Ook deze dieren kregen glucose-tabletten op hetzelfde tijdstip als de ECT dieren.

Voor zover mogelijk maakten de onderzoekers gebruik van worpen, waarin drie mannetjes voorkwamen; deze werden dan onder de diverse condities verdeeld. 177 ratten, afkomstig uit zes stammen (S1, S3, K, RDH, RDL en RCH) namen aan het experiment deel. Gedurende de gehele onderzoeksperiode hadden alle dieren ad libitum de beschikking over water en voedsel.

Bij alle dieren werd de mate van AChE activiteit per mg nat weefsel bepaald in de visuele en somesthetische arealen van de cortex en in de subcortex (het gehele cerebrum minus de dorsale cortex). De waarden, gevonden in het visuele en somesthetische areaal, werden gemiddeld zodat uiteindelijk vergelijkingen gemaakt konden worden tussen twee indices nl. de mate van corticale AChE activiteit (C) en de mate van subcorticale AChE activiteit (S). Het bleek nu, dat ECT dieren de laagste waarde vertoonden in corticale AChE activiteit, de IC dieren de hoogste, terwijl de SC dieren tussen beide gemiddelden lagen met betrekking tot de mate van AChE activiteit.

Ten aanzien van de subcorticale AChE activiteit werd de omgekeerde volgorde gevonden: hier vertoonden de ECT dieren de grootste mate van AChE activiteit en de IC dieren de kleinste. Wanneer de waarden van cortex en subcortex werden uitgedrukt in een CS ratio, bleek er een statistisch significante monotone relatie te bestaan tussen deze ratio en de mate van complexiteit van de omgeving: "The more complex the

environment, the lower the cortical-subcortical ratio of cholinesterase activity" (p. 518). Deze conclusie ging op voor alle zes onderzochte stammen.

Terwijl de ECT en IC groepen bij de aanvang van het onderzoek zoveel mogelijk gelijk gemaakt werden met betrekking tot het lichaamsgewicht, bleken de IC dieren na het onderzoek ongeveer 13% meer te wegen dan de ECT dieren. De SC dieren verschilden echter niet in gewicht van de ECT dieren. De onderzoekers vermoeden, dat de grotere activiteit van de ECT en SC dieren leidde tot een geringere gewichtstoename, in vergelijking met de IC dieren.

In twee additionele onderzoeken gingen Krech, Rosenzweig en Bennett (1960 b) na of althans een deel van de veranderingen in AChE activiteit samenhang met de hogere frequentie van "handling" van de ECT en SC dieren in vergelijking met de IC dieren en met de grotere activiteit van de eerste twee groepen. Uit de resultaten blijkt dat "handling" alleen weinig bijdroeg tot veranderingen in de mate van AChE activiteit, locomotorische activiteit zelfs in het geheel niet.

Bij hun conclusie, dat de ECT dieren in vergelijking met de IC dieren een significant hogere AChE activiteit in de subcortex en een significant lagere AChE activiteit in de cortex vertoonden, baseerden de onderzoekers zich op de mate van AChE activiteit per mg nat weefsel. In een later onderzoek (Rosenzweig et al. 1962) waarbij 67 paren van S1 ratten gebracht werden in de ECT en IC condities, bleek dat de totale hoeveelheid AChE activiteit van de cortex bij ECT dieren 2,2% hoger lag dan bij IC dieren. Het gewicht van de cortex lag bij de eerste groep echter 4,8% hoger, zodat AChE activiteit per mg cortex weefsel bij ECT dieren 2,4% lager lag dan bij IC dieren. Ieder van deze drie verschillen bleek significant ($p = .05$).

Met betrekking tot S II (cerebrum minus totale dorsale en ventrale cortex) bleken er geen significante verschillen in gewicht aantoonbaar tussen beide groepen. De totale AChE activiteit in dit deel van het cerebrum lag 2,1% hoger bij ECT dieren dan bij IC dieren; de AChE activiteit per mg weefsel 3,1%. Beide verschillen zijn zeer significant ($p = .001$). De grootste verschillen tussen beide groepen met betrekking tot het gewicht, de totale AChE activiteit en de AChE activiteit per mg weefsel bleken te bestaan in het visuele areaal.

In een experiment waarbij 21 paren van S3 ratten in de ECT en IC condities werden gebracht, werden dezelfde veranderingen gevonden in gewicht en de mate van AChE activiteit als bij S1's. De cerebra van de S1 dieren bleken significant meer modificeerbaar dan die van de S3's (Rosenzweig 1964).

Teneinde na te gaan of het effect van de complexiteit van de omgeving op de mate van AChE activiteit afhankelijk was van de leeftijd, waarop de dieren in de verschillende condities werden gebracht, plaatste Rosenzweig (1964) 24 triplets van S1 ratten gedurende 80 dagen in de drie condities ECT, IC en SC. Bij de aanvang van het onderzoek waren de ratten 105 dagen oud. Zowel wat de richting als wat de grootte van de veranderingen in gewicht en AChE activiteit betreft, bleken deze oudere dieren niet te verschillen van de dieren uit Rosenzweig's et al. (1962) onderzoek. Zolman en Morimoto (1962) toonden aan dat bij jonge dieren reeds een verblijf van een maand in de ECT en IC condities veranderingen teweeg bracht in de CS ratio.

Uit een onderzoek bij S1 ratten, die gedurende 80 dagen verbleven in de ECT en IC condities, bleek dat de visuele cortex 6,2% dikker was bij ECT dieren dan bij IC dieren; de cortex van het somesthetische areaal bleek bij de eerste 3,8% dikker dan bij de laatste. In beide cortex-arealen blijken de verschillen significant ($p = .01$) (Diamond, Krech en Rosenzweig, 1964). Verder bleken er in de grootte van de corticale bloedvaten veranderingen op te treden, die een aanwijzing vormen voor een toegenomen bloedtoevoer bij de ECT dieren (Rosenzweig, 1964).

Wat de mate van ChE activiteit betreft vertoonden ECT dieren een hogere waarde per mg weefsel dan IC dieren in de cortex; met betrekking tot de subcortex werden geen significante verschillen gevonden (Rosenzweig 1964).

§ 5. De mate van AChE activiteit en doolhofdocibiliteit

5.1 Onderzoekingen bij de Tryon en Roderick stammen en bij kruisingen tussen S1's en S3's

Nu het mogelijk bleek op diverse manieren verschillen te induceren in de mate van AChE activiteit tussen ratten, kon de vraag gesteld worden of deze verschillen in de biochemische variabele gepaard gaan met verschillen met betrekking tot bepaalde aspecten van het gedrag, en wel speciaal met verschillen in doolhofdocibiliteit. Ten einde verschillen in doolhofdocibiliteit op het spoor te komen kozen Rosenzweig, Krech en Bennett (1960) drie leersituaties nl. de Hebb-Williams doolhof, de Dashiell-doolhof en de Lashley III doolhof. De drie leersituaties komen hierin overeen, dat ze alle betrekking hebben op het leren van ruimtelijke problemen en dat eventuele fouten kunnen gecorrigeerd worden. Het binnengaan van een doodlopende gang sluit in geen der situaties de mogelijkheid uit tot het uiteindelijk bereiken van het voedsel.

Allereerst gingen de onderzoekers na of er verschillen bestonden in leerprestaties tussen ratten van de S1 en S3 stammen. 37 S1's en 39 S3's werden getest in de Hebb-Williams doolhof. De S1's bleken hierin significant ($p < .01$) minder fouten te maken dan de S3's. Ten aanzien van de Dashiell doolhof, waarin 24 S1's en 33 S3's getest werden, bleken eveneens verschillen aanwezig tussen beide stammen in de frequentie waarmee fouten optraden. De S1's vertoonden een significant ($p < .01$) lagere foutenscore dan de S3's. In de Lashley III doolhof tenslotte, waarin 14 S1's en 14 S3's getest werden, lag de foutenscore van de S1's eveneens significant ($p < .01$) lager dan die van de S3's.

Uit deze resultaten blijkt, dat de verschillen in foutenscores in de "17 unit-T-maze", waarop Tryon beide stammen selecteerde, ook aangetoond kunnen worden in soortgelijke situaties, waarin het probleem betrekking heeft op ruimtelijke oriëntatie.

Daar nu de S1's een grotere mate van corticale AChE activiteit vertoonden dan de S3's formuleerden Rosenzweig, Krech en Bennett (1960) de hypothese, dat er een negatieve relatie bestaat tussen de mate van corticale AChE activiteit en foutenscore in de drie zojuist genoemde leersituaties. Op basis van deze hypothese voorspelden zij met betrekking tot de K-stam, dat er een negatieve correlatie diende gevonden te worden tussen de foutenscores in de drie leersituaties en de mate van corticale AChE activiteit.

Acht subgroepen bestaande uit dieren van de K-stam werden getest op leerprestaties, drie in de Hebb-Williams doolhof en in de Lashley III doolhof, en twee in de Dashiell-doolhof. Bij zeven van de acht groepen werden *positieve* correlaties gevonden tussen de mate van AChE activiteit en foutenscore. Combinering van de correlaties van de subgroepen ten aanzien van ieder der leersituaties leverde lage correlatie-coëfficiënten op, waarvan twee van de drie niet significant verschilden van nul. "The consistently *positive* direction of the correlations was puzzling" (Rosenzweig, Krech en Bennett, 1960, p. 484).

Soortgelijke resultaten verkreeg McGaugh (1959). Hij testte afstammelingen van twee kruisingen tussen S1 en S3 stammen (S13 en M2 stammen) op een "14 unit-alley maze" en vond een *positieve* correlatie tussen de mate van corticale AChE activiteit en foutenscore ($n = 26$, $r = +.47$ $p < .05$). Een onderzoek naar de prestaties van 13 dieren van dezelfde stammen in de Lashley III doolhof leverde eveneens een *positieve*,

zij het niet significante correlatie op tussen beide variabelen.

De resultaten in de drie leersituaties van de door Roderick geselecteerde stammen bleken eveneens niet overeen te stemmen met de verwachtingen (Rosenzweig, Krech en Bennett, 1960). In de Hebb-Williams doolhof maakten RCH's en RDH's meer fouten dan RCL's en RDL's. Het verschil tussen RCH's en RCL's is niet significant; dat tussen RDH's en RDL's wel ($p < .10$). In de Dashiell doolhof maakten RCH's significant meer fouten dan RCL's ($p < .01$), terwijl daarentegen de RDH's een lagere foutenscore hadden dan de RDL's, echter niet significant. In de Lashley III doolhof tenslotte maakten de RCH's eveneens significant meer fouten ($p < .05$) dan de RCL's, terwijl tussen beide RD stammen geen verschil aanwezig bleek. Wellicht ten overvloede dient te worden opgemerkt, dat in de drie leersituaties telkens verschillende groepen van dieren werden getest.

Alle resultaten tezamen genomen, blijkt er bij de S1 en S3 stammen een negatieve correlatie te bestaan tussen de mate van corticale AChE activiteit en de foutenscores, bij de S1 \times S3 kruisingen (K, S13 en M2) en de door Roderick geselecteerde stammen daarentegen een positieve.

Deze gegevens brachten Rosenzweig, Krech en Bennett (1960) tot de veronderstelling dat een van hun assumpties, dat er een relatie bestaat tussen de concentratie van ACh en de mate van AChE activiteit, niet houdbaar was. Terwijl zij aanvankelijk aannamen, dat selectie op basis van AChE activiteit impliciet betekende selectie op basis van de concentratie van acetylcholine, formuleerden ze nu de hypothese dat acetylcholine en AChE activiteit onder relatief gescheiden genetische controle staan en dat derhalve de mate van AChE activiteit niet per se een goede index behoeft te vormen voor de concentratie van acetylcholine.

Hun andere assumptie, dat het ACh transmissie systeem en derhalve AChE activiteit direct betrokken is bij doolhofdocibiliteit handhavend, formuleerden ze een nieuwe hypothese: "learning capacity is related to the levels of both ACh and ChE, such that, within limits, the greater the amount of ACh functioning at the synapse, the greater the efficiency of transmission and, consequently, the greater the learning ability. Greater ACh functioning can be achieved in either of two ways (or by a combination of the two): the more ACh available and released, the greater is the functioning; with a particular amount of ACh released, the lower the activity of ChE in breaking down the ACh, the greater is the functioning" (Rosenzweig Krech en Bennett, 1960, p. 486). Als ACh en AChE onder een gescheiden genetische controle staan, zou dit betekenen, dat bij de K, S13 en M2 stammen de dieren met een hoge AChE activiteit en die met een lage, met betrekking tot de gemiddelde concentratie van ACh niet significant verschillende waarden zouden vertonen. Het gevolg hiervan zou zijn, dat bij dieren met een hoge AChE activiteit het functioneren van ACh in de synaps ongunstiger zou liggen dan bij dieren met een lage AChE activiteit. Deze laatste moeten dan een lagere foutenscore in leersituaties vertonen dan de eerste.

Eenzelfde interpretatie geven de onderzoekers met betrekking tot de door Roderick geselecteerde stammen. Daar selectie op basis van AChE activiteit niet impliceert een selectie met betrekking tot de concentratie van ACh, zouden RDH's niet van RDL's moeten verschillen in ACh concentratie; hetzelfde geldt voor de RCH's en RCL's. Ook hier leidt dan een relatief lagere AChE activiteit tot een beter functioneren van ACh in de synaps dan een hoge AChE activiteit, met als gevolg een positieve correlatie tussen foutenscore en de mate van AChE activiteit.

Uit de resultaten van een onderzoek naar de ACh concentratie bij deze vier stammen⁸ blijkt dat RDH's en RDL's inderdaad niet verschillen in deze concentratie; de RCH's

⁸ Hoofdstuk I; 4; 1.

daarentegen blijken een 9% hogere concentratie van ACh te bezitten dan RCL's, een verschil dat significant is ($p = .05$).

Wat de S1's en S3 stammen betreft, deze zouden behalve in de mate van AChE activiteit ook moeten verschillen in de concentratie van ACh, een verschil dat inderdaad aantoonbaar bleek.⁹ Het bezwaarlijke van deze interpretaties is, dat ze een te sterk post-hoc karakter hebben om als een bewijs voor de juistheid van de geformuleerde hypothese te kunnen dienen.

5.2 Effect van het verblijf in EC en IC condities op doolhofdocibiliteit

Teneinde na te gaan of het verblijf gedurende enige tijd in een min of meer complexe omgeving effect had op de leerprestaties, testten Krech, Rosenzweig en Bennett (1962) 15 paren van S1 ratten op een "reversal discrimination" probleem. Op het tijdstip dat ze ongeveer 25 dagen oud waren, werden 15 ratten geplaatst in een stimulus-rijke omgeving (EC) en eenzelfde aantal in een stimulus-arme situatie (IC). Beide situaties waren gelijk aan de eerder door ons vermelde ECT en IC conditie, met dit verschil, dat in de ECT conditie de training in de diverse leersituaties achterwege gelaten werd. De dieren verbleven in deze situatie gedurende dertig dagen, een periode, die voldoende was om verschillen in de corticale-subcorticale (CS) ratio van AChE activiteit te weeg te brengen (Zolman en Morimoto, 1962).

Na deze periode werden de dieren eerst onder voedseldeprivatie in de multiple-unit-discrimination-box getraind op een probleem, waarbij licht correct was. Nadat een criterium bereikt was van slechts één fout in vijf opeenvolgende trials, schakelden de onderzoekers over op een donker-correct-probleem. Na het eerste probleem werden in het geheel drie "reversals" gehanteerd. De testperiode bedroeg 18 dagen, waarna de dieren werden gedood en hun cerebra onderzocht met betrekking tot het gewicht en de mate van AChE activiteit.

Beide groepen vertoonden nagenoeg geen verschil in het aantal fouten, gemaakt bij het eerste probleem; bij het eerste reversal probleem maakten de IC dieren gemiddeld meer fouten dan de EC dieren, zij het niet significant. Wel significant bleek het verschil tussen beide groepen bij het tweede reversal probleem ($p = .05$) en bij het derde ($p = .05$). Het verschil tussen beide groepen met betrekking tot de totale foutenscore over alle problemen bleek eveneens significant ($p = .01$). De prestaties van de EC dieren waren beter dan die van de IC dieren. Binnen de EC groep bleken er hoge en significante correlaties te bestaan tussen de foutenscores en de CS ratio's van AChE activiteit en hersengewicht. Bij de IC groep was alleen de correlatie tussen foutenscore en CS ratio met betrekking tot de AChE activiteit significant. De verschillen tussen beide groepen in de twee CS ratio's bleken zeer klein en niet significant.

Omdat Zolman en Morimoto (1962) wel een significant verschil vonden in de CS ratio van de AChE activiteit tussen EC en IC groepen, nemen de onderzoekers aan, dat aanvankelijke verschillen in deze ratio teniet gedaan werden door het effect van de leersituaties.

Deze aanname is echter niet congruent met de feiten. Als AChE activiteit iets te maken heeft met doolhofdocibiliteit zou men immers verwachten dat bij de eerste problemen, toen het verschil in CS ratio het grootste heette te zijn, de grootste verschillen tussen beide groepen zouden moeten gevonden zijn. Het tegendeel is echter het geval.

In een soortgelijk onderzoek bij 12 paren van S3 ratten (Rosenzweig, 1964) bleken de EC dieren eveneens betere prestaties te leveren dan de IC dieren.

De bevindingen van Krech, Rosenzweig en Bennett (1962), dat dieren die gedurende

⁹ Hoofdstuk I; 2; 3.

een bepaalde periode in een stimulus-rijke situatie verkeren, betere prestaties leveren bij het oplossen van problemen, dan dieren die gedurende eenzelfde periode in een stimulus-arme omgeving verkeerden, komen overeen met resultaten uit soortgelijke onderzoeken van Bingham en Griffiths (1952) en Forgays en Forgays (1952).

Hymovitch (1952) vond, dat het gunstige effect van een stimulusrijke ervaring op doolhofdocibiliteit alleen dan aanwezig was, wanneer deze ervaring in een vroege leeftijdsfase aangeboden werd. Ratten die aanvankelijk in een stimulusrijke situatie werden geplaatst en daarna in een stimulusarme, leverden betere prestaties bij het oplossen van doolhofproblemen dan dieren, waarbij het omgekeerde het geval was. Verder bleken ratten, die gedurende hun hele leven in een stimulusrijke situatie verkeerden hadden, niet te verschillen in "problem solving ability" van dieren, die na eerst enige tijd in een stimulusrijke situatie te hebben doorgebracht, later gedurende een lange periode leefden in een stimulusarme situatie.

Eingold (1956) ontdekte dat het effect van de stimuluscomplexiteit alleen optrad in een zg. kritische periode in de ontwikkeling van het dier. Deze kritische periode ligt volgens hem tussen de 46ste en 65ste dag na de geboorte. Woods (1959) vond dat ratten die van de 23ste dag tot de 54ste na hun geboorte verbleven in een stimulusrijke situatie betere resultaten bereikten bij een serie problemen in de Hebb-Williams doolhof, dan ratten die gedurende dezelfde periode verbleven in een stimulusarme omgeving ($p < .001$).

Hij deelde vervolgens de stimulusarme ratten in twee groepen in. De eerste groep (EII) verbleef van de 66ste dag tot de 93ste dag in een stimulusrijke omgeving, de tweede groep (C) in een stimulusarme. Vervolgens mat hij de prestaties van deze twee groepen en van de derde groep (EI) die gedurende de hele periode van de 23ste tot 93ste dag in de stimulusrijke situatie geleefd had, op een parallelserie van problemen in de Hebb-Williams doolhof. Groep EII bleek tot significant betere prestaties in staat dan groep C. Hetzelfde gold voor groep EI ($p < .001$).

Het verschil tussen EI en EII bleek niet significant. Bij een vergelijking tussen de resultaten bij de eerste en de tweede serie bleek, dat EI en C ietwat slechtere resultaten vertoonden bij de tweede serie, terwijl EII een significant betere prestatie in deze tweede serie opleverde ($p < .01$).

Nadat de groepen tot de 157ste dag wederom geleefd hadden in dezelfde situatie als in de voorgaande periode, onderzocht Woods de groepen op een derde serie problemen in dezelfde doolhof. De resultaten bleken gelijk aan die van de tweede serie problemen. Wel bleken EI en EII significant betere prestaties te leveren in deze serie dan in de voorgaande.

Bij zijn onderzoek maakte Woods een interessante observatie: "We began to notice, however, that some animals would solve the maze problem and reach the goal box, but before eating any food, the necessary condition for terminating a trial, they would turn and wander back through the maze. In these cases the total error score is not a reflection of the difficulty the animal had in solving the maze, but rather a combination of this along with exploratory behavior" (p. 400).

Voor hem hadden Zimbardo en Montgomery (1957) reeds de mogelijkheid geopperd, dat de superioriteit in het oplossen van problemen van dieren, die gedurende enige tijd in een stimulusrijke situatie hadden verkeerd, wel eens het gevolg zou kunnen zijn van het feit dat de testsituatie voor hen minder "nieuwheid" bezat dan voor dieren, die in een zeer stimulusarme situatie hadden geleefd. Woods besloot derhalve bij de derde serie problemen eveneens het terug-loop gedrag te registreren. Het bleek nu, dat dit gedrag 0,7% van alle keren voorkwam bij groep EI, 2,6% bij groep EII en 11,7% bij groep C.

Terwijl er bij de groepen EI en EII nagenoeg geen verschillen bestonden in het aantal

fouten, gemaakt voor het dier voor de eerste keer het voedsel bereikte, en het totale aantal fouten, bleek bij groep C het verschil zeer aanzienlijk ofschoon ook met betrekking tot het aantal fouten vóór het teruglopen deze groep inferieur bleef aan de twee andere.

Ook Woods, Fiske en Ruckelshaus (1961) kwamen op basis van hun onderzoek tot de bevinding, dat de slechtere leerprestaties van dieren, grootgebracht in een stimulus-arme situatie, niet zozeer te wijten zijn aan een geringe leercapaciteit, dan wel aan een zeer sterke "exploratory drive".

Krech, Rosenzweig en Bennett's (1962) suggestie, dat verschillen in stimulusrijkheid van de situatie leiden tot verschillen in de mate van AChE activiteit en dat deze verschillen ten grondslag liggen aan de verschillen in doolhofdocibiliteit, lijkt in het licht van deze bevindingen voorbarig. Het is evenzeer mogelijk, dat de verschillen in de mate van AChE activiteit leiden tot verschillen in de intensiteit van de "exploratory drive", of dat verschillen in de stimulusrijkheid van de situatie aanleiding geven tot verschillen in de "exploratory drive" onafhankelijk van de mate van AChE activiteit. Weliswaar merkt Rosenzweig (1964) op dat een interpretatie in termen van exploratoire tendenzen uitgesloten lijkt omdat het verschil tussen EC en IC dieren het geringste is, wanneer de leersituatie het meest "nieuw" voor hen is. Het is echter onmogelijk op basis van de resultaten na te gaan, welke van de fouten bij het eerste probleem het gevolg zijn van exploratie en welke van een niet kennen. De mogelijkheid dat een aantal van de fouten van de IC dieren te wijten zijn aan exploratie en niet aan onkunde, kan niet worden uitgesloten.

5.3 Commentaar

Overzien we het geheel van gegevens met betrekking tot de relatie tussen ACh concentratie en de mate van AChE activiteit enerzijds, en doolhofdocibiliteit anderzijds, dan blijken overtuigende argumenten voor een interpretatie van deze relatie in termen van causaliteit niet geleverd. Dat de S1's betere prestaties leveren dan de S3's in de drie gecreëerde leersituaties, hoeft niet noodzakelijk te impliceren dat de doolhofdocibiliteit van de eerste groter is dan van de laatste. Bij de bespreking van Tryon's resultaten en de gegevens met betrekking tot het adaptief gedrag wezen we er al op, dat de mogelijkheid niet uitgesloten is dat de selectie van S1's en S3's mede geschiedde op basis van verschillen in stimulusdominantie en/of op basis van verschillen in exploratief gedrag. Dat de verschillen tussen S1's en S3's in de drie doolhofsituaties (Lasley III, Dashiell en Hebb-Williams) zo pregnant bleken, kan het gevolg zijn van de grote overeenkomst, die deze leersituaties vertonen met de oorspronkelijke door Tryon gebruikte doolhof. Met betrekking tot de K-stam werd er slechts één significante correlatie gevonden en wel tussen de mate van AChE activiteit en foutenscore in de Dashiell-doolhof. Deze correlatie bleek echter laag. McGaugh (1959) vond weliswaar een behoorlijke correlatie bij dieren van de S13 en M2 stammen tussen de mate van AChE activiteit en foutenscore in een "14-unit-alley-maze"; de prestaties van deze stammen in de Lashley III doolhof bleken echter niet significant te correleren met de mate van AChE activiteit. Met betrekking tot de door Roderick geselecteerde stammen blijkt, dat van de zes vergelijkingen - RDH tegen RDL, RCH tegen RCL, in de drie doolhoven - slechts 3 verschillen significant zijn; van deze verschillen is er een licht significant ($p < .10$), een matig ($p < .05$) en slechts een duidelijk significant ($p < .01$). Wat de EC en IC dieren betreft, zijn er goede argumenten om aan te nemen, dat althans een gedeelte van de verschillen in doolhofdocibiliteit teruggevoerd kunnen worden tot verschillen in de intensiteit van de "exploratory drive".

Tower (1958) bracht bezwaren in tegen de biochemische aspecten van de onder-

zoekingen van Krech, Rosenzweig en Bennett. Hij merkt op dat de verschillen tussen de S1 en S3 stammen in de mate van AChE activiteit "are close to, or within the probable limits of error of sampling and analysis" (p. 356); vervolgens dat de methode van bepaling van AChE activiteit geen rekening houdt met het bestaan van twee typen van cholinesterase nl. acetylcholine esterase (AChE) en cholinesterase (ChE); ten derde, dat het feit dat er waarschijnlijk een surplus aan cholinesterase aanwezig is in cerebro, iedere correlering met een bepaalde functie of activiteit bemoeilijkt; en tenslotte dat de activiteit van het acetylcholine systeem gecorreleerd is met de grootte van de hersenen en de dichtheid en grootte der neuronen.

Pryor (1964) stelt hier tegenover, dat herhaaldelijk is aangetoond dat de gebruikte methode van bepaling betrouwbaar is binnen $\pm 1-2\%$, zoals bleek uit replicatiebepalingen op hetzelfde weefselsample. Bovendien blijkt bij de gebruikte methode ChE minder dan 5% van de totaal gemeten activiteit voor zijn rekening te nemen. (Bennett et al., 1958; Bennett, Krech en Rosenzweig, 1963). Met betrekking tot een mogelijk surplus aan AChE in cerebro wijst Pryor (1964) op de bevinding van Sawyer (1955) dat bijna iedere reductie in AChE activiteit gepaard gaat met enige afname in de "swimming responsiveness" van amblystoma. Uit het feit tenslotte, dat de cerebra van S3's groter zijn dan die van S1's (Bennett et al., 1958) blijkt dat de grootte van het cerebrum alleen niet verantwoordelijk is voor de gevonden verschillen in AChE activiteit per mg hersenweefsel tussen beide stammen. Bovendien blijken S3's een dichter netwerk van neuronen en glia in de cortex te bezitten dan S1's (Pryor, 1964).

HOOFDSTUK II / DE PERSEVERATIE-CONSOLIDATIE THEORIE

VAN HET GEHEUGEN

§ 1. Inleiding

Ofschoon de onderzoeken van Krech, Rosenzweig en Bennett geen definitief antwoord geven op de vraag, of er een samenhang bestaat tussen de mate van AChE activiteit enerzijds en adaptief gedrag en doolhofdocibiliteit anderzijds, sluiten hun resultaten de mogelijkheid tot het bestaan van een dergelijke relatie niet uit. Het probleem is, hoe men zich die mogelijke relatie moet denken. Als men met de onderzoekers aanneemt, dat een grotere mate van functioneren van ACh in de synaps, binnen bepaalde grenzen een betere of meer efficiënte synapstransmissie tot resultaat heeft, hoe kan dan deze meer efficiënte synapstransmissie een rol spelen bij het leren. Beantwoording van deze vraag kan belangrijke gezichtspunten opleveren voor een meer nauwkeurige bestudering van de relatie tussen leergedrag en het ACh - AChE systeem in cerebro.

In een artikel in het "Festschrift", uitgegeven bij gelegenheid van de vijf en zeventigste verjaardag van Wolfgang Köhler, doen Krech, Rosenzweig en Bennett (1961) een suggestie, die een aanwijzing vormt voor de richting waarin het antwoord op de vraag volgens hen moet worden gezocht. Aan deze suggestie ligt ten grondslag een opmerking van Köhler (1938) zelf, die luidt als volgt: "As a matter of fact the question is not whether neural events change the status of the tissue in which they occur. The only question which may still be debated is: whether such changes as do undoubtedly occur have the permanence and those other properties which we must attribute to memory-traces. According to our present knowledge the primary effect which nerve impulses produce in ganglionic layers is chemical activity..." (pp 238-239).

Krech, Rosenzweig en Bennett vermoeden nu, dat neurale impulsen op den duur veranderingen te weeg brengen in de concentratie van ACh en de mate van AChE activiteit in de synaps en wel zodanig, dat de synapstransmissie meer efficiënt wordt. Aan het fenomeen, dat gedurende het leerproces een bepaalde prikkel met steeds toenemende waarschijnlijkheid gevolgd wordt door een bepaalde response, met uitsluiting van alle andere responses, liggen volgens hen veranderingen ten grondslag in de connecties tussen bepaalde neuronen of neuronengebieden. Deze veranderingen, die betrekking hebben op de ACh concentratie en de mate van AChE activiteit, hebben tot gevolg dat de synapstransmissie in bepaalde connecties sneller en meer efficiënt verloopt dan in andere connecties.

De kans dat S gevolgd wordt door R1, R2, R3 enz. wordt dan bepaald door de relatieve efficiëntheid van de synapstransmissie in de connecties tussen de cerebrale correlaten van S enerzijds en R1, R2, R3 enz. anderzijds. Deze veranderingen in efficiëntheid van synapstransmissie zouden een min of meer permanent karakter moeten dragen. De term "memory trace" of geheugenspoor heeft dan betrekking op de fixatie van geheugeninhouden door permanente veranderingen in het zenuwstelsel.

Een goede definitie van geheugen, geheugenspoor, "recall" en leren geven Dingman en Sporn (1961): "While memory is the *process* of transition of a system to a new state and

the persistence of the new state, a memory trace is the particular new state that has been formed. Recall is the process of using a memory trace. Learning then is defined as any process in which one can demonstrate the process of memory and recall" (p. 1). Zij vervolgen: "Memory will be used to include all manifestations (not necessarily limited to the nervous system) of the process of memory as it has just been defined, while "memory in the psychological sense" will refer only to those aspects of memory which can be observed by psychological techniques" (p. 1).

§ 2. Müller en Pilzecker's formulering van de theorie

Een der eerste pogingen om te komen tot een theorie van het geheugen, die berust op een fysiologische grondslag, stamt van Müller en Pilzecker (1900). De gedachte, dat het geheugen verwijst naar veranderingen binnen het organisme, was in hun tijd bepaald niet nieuw. Plato reeds laat in zijn Dialogen Socrates opmerken, dat er in ieders geest zoiets is als een blokje was, dat de mens drukt tegen datgene wat hij wil onthouden en dat ten gevolge van deze behandeling een afdruk krijgt als van de zegel van een ring. Zolang de afdruk blijft bestaan, kan de mens zich het afgedrukte herinneren. Vervaagt de afdruk, dan vervaagt ook de herinnering.

Müller en Pilzecker deden een uitgebreid onderzoek naar de factoren, die een rol spelen bij het leren en reproduceren van rijen lettergrepen. De resultaten die zij bij hun experimenten verkregen, brachten hen tot de formulering van een aantal stellingen, waarvan er twee vruchtbaar bleken met betrekking tot het stimuleren van verdere onderzoeken. De eerste stelling luidde als volgt: "Jede Vorstellung besitzt nach ihrem Auftreten im Bewusstsein ein *Perseverationstendenz* d.h. eine im allgemeinen schnell abklingende Tendenz, frei ins Bewusstsein zu steigen. Diese Tendenz ist um so stärker, je intensiver die Aufmerksamkeit auf die Vorstellung gerichtet war, und steigert sich, wenn die betreffende Vorstellung oder Vorstellungsreihe sich sehr bald wiederholt. Bei häufiger Wiederholung kommt es leicht vor, dass die betreffende Vorstellung oder Vorstellungsreihe lediglich in Folge ihrer Perseverationstendenz zu solchen Zeitpunkten in das Bewusstsein tritt, wo die anderweiten dasselbe bestürmenden Faktoren nicht von besonderer Stärke und Nachhaltigkeit sind" (p. 58). Deze "Perseverationstendenzen" trachtten zij een fysiologische basis te geven: "Wenn bestimmte Empfindungen bei volle auf sie gerichteter Aufmerksamkeit zu oft wiederholten und bald auf einander folgenden Malen in das Bewusstsein getreten sind, so ist hinterher in gewissen Theilen des Nervensystems, welche an den dieser Empfindungen entsprechenden Nervenregungen theilhaft waren, eine Tendenz vorhanden, diese Nervenregungen in der früheren Beschaffenheit und Reihenfolge wieder entstehen zu lassen" (p. 59).

De betekenis van deze "Perseverationstendenzen" is, dat de vorming van een associatie in cerebro niet beperkt blijft tot de periode van het leren zelf, maar na deze leerperiode nog doorgaat, zodat een betere consolidatie van de associatie wordt bereikt.

In de tweede plaats ontdekten Müller en Pilzecker, dat het een groot verschil uitmaakte of de proefpersonen in de periode tussen leren en reproductie actief mentaal met iets bezig waren, of althans probeerden nergens aan te denken. In het eerste geval bleken bij de reproductie meer fouten gemaakt te worden dan in het tweede geval. Het effect bleek des te groter naarmate de periode van mentale activiteit dichter aansloot bij de leerperiode.

Deze bevinding leidde tot de formulering van een tweede stelling. "Es drängte sich uns also die Vermuthung auf, dass die Vorgänge, welche zur Herstellung der Associationen einer gelesenen Silbenreihe dienen, auch noch nach dem Lesen der Silbenreihe eine gewisse Zeit hierdurch andauern, dass sie aber bei diesem Nachdauern durch eine

gleichzeitige anderweite geistige Beschäftigung intensiver Art in ihrer Stärke geschwächt würden, so dass aus einer dem Lesen einer Silbenreihe nachfolgenden intensiver geistigen Beschäftigung eine Beeinträchtigung oder Hemmung (genauer: Entwicklungshemmung) für die Associationen der gelesenen Reihe entspringe. Wir wollen diese Art von Hemmung deshalb, weil sie sich auf die Wirksamkeit eines bereits abgeschlossenen Vorganges, eines bereits erledigten Lesens einer Silbenreihe u. dergl. bezieht, in Ermangelung eines anderen kurzen Ausdrucks kurz als rückwirkende Hemmung bezeichnen" (p. 179).

Müller en Pilzecker's theorie, die berust op twee belangrijke pijlers: de perseveratie-consolidatie van de associatie en de verstoring van dit proces door retro-actieve inhibitie, trok al direct sterk de aandacht en wel vooral in de U.S.A. In 1901 wijdde McDougall in het tijdschrift "Mind" aan het werk van Müller en Pilzecker een kritische bespreking die bepaald lovend was. Veel sterker dan Müller en Pilzecker dit al gedaan hadden, legde hij de nadruk op de fysiologische implicaties van de theorie. McDougall betreurde het dan ook zeer, dat de auteurs niet de gelegenheid hadden aangegrepen "to discuss more intimately the physiological nature of those effects which are the basis of memory and association and the processes underlying hindrance ("Hemmung") and psychical inhibition in general, in the light of the new evidence obtained" (p. 393). "But when so much has been given it is ungracious to ask for more" (p. 394).

§ 3. *Onderzoekingen, gericht op verificatie van de perseveratie-consolidatie theorie*

3.1 Het effect van 'electro-convulsive shock' (ECS) op de retentie

In zijn kritische bespreking vestigde McDougall (1901) er de aandacht op, dat Müller en Pilzecker's theorie de basis zou kunnen vormen voor het verklaren van het verschijnsel van de retrograde amnesie als gevolg van traumata cerebri. Burnham (1903) nam deze suggestie over en maakte een uitgebreide analyse van twee patiënten met retrograde amnesie. Op basis van zijn studie komt hij tot de conclusie dat "the fixing of an impression depends upon a physiological process. It takes time for an impression to become so fixed that it can be reproduced after a long interval, for it to become part of the permanent store of memory considerable time may be necessary. This we may suppose is not merely a process of making a permanent impression upon the nerve cells, but also a process of association, of organization of the new impressions with the old ones" (p. 392).

Bij een onderzoek naar het optreden van retrograde amnesie bij traumata capitis vonden Russell en Nathan (1946) bij 707 van de 1029 patiënten een retrograde amnesie, die betrekking had op gebeurtenissen, die plaatsvonden binnen dertig minuten voor het optreden van het trauma. Bij 133 patiënten werd geen retrograde amnesie gevonden; eenzelfde aantal vertoonde een retrograde amnesie over een langere periode dan dertig minuten. Bij 56 patiënten, tenslotte, was het niet mogelijk het optreden van de retrograde amnesie en de duur ervan te bepalen. De onderzoekers komen tot de conclusie, dat er in het cerebrum een activiteit moet plaatsvinden van zodanige aard, dat geheugenindrukken in het verloop van de tijd steeds minder de kans lopen ten gevolge van traumata te worden verstoord.

De toepassing van electroschock therapie maakte het mogelijk het verschijnsel van de retrograde amnesie meer nauwkeurig te bestuderen. Gebruikmakend van paarsgewijze geassocieerde lijsten van woorden, deden Zubin en Barrera (1941) bij een tiental patiënten een onderzoek naar het effect van electro-convulsive shock (ECS) op de reproductie van het geleerde. Het leren vlak voor de toediening van de ECS leidde tot

een slechtere reproductie dan het leren een tiental uren voor de ECS. Flescher (1941), Williams (1950) en Cronholm en Molander (1958) konden de bevindingen van Zubin en Barrera bevestigen.

De eerste onderzoeken naar het effect van ECS op het leergedrag bij ratten stammen van Duncan (1948) en Hayes (1948). Duncan trainde ratten in een T-vormige doolhof om naar links te gaan. Nadat zij het leercriterium gehaald hadden, werd naar rechts gaan met succes beloond. Nadat de ratten deze omkering geleerd hadden, diende hij hun na enige tijd een ECS toe. Bij hertesten bleken de ratten nagenoeg allemaal weer naar links te gaan. Dit effect trad echter alleen op, wanneer de ECS toegediend werd binnen twee uur na het leren van het tweede probleem.

Hayes ging na, of het effect van de ECS beruiste kon op een verhoogde emotionaliteit van de rat tengevolge van pijn, waardoor het leren belemmerd zou kunnen worden. Hij diende ratten een ECS toe in de goalbox, nadat zij het doolhofprobleem hadden geleerd. Bij het hertesten bleken de dieren een neiging te vertonen de goalbox te vermijden. Uit een analyse van de fouten gemaakt door de ratten bij het hertesten, concludeert de onderzoeker, dat er onvoldoende aanwijzingen zijn om te veronderstellen, dat een verhoogde emotionaliteit de oorzaak was van het grotere aantal fouten.

Beide onderzoeken brachten Duncan (1949) er toe op uitgebreidere schaal de effecten van ECS op het leergedrag te bestuderen, en wel met betrekking tot de intervaltijd tussen leren en ECS en een mogelijke door de ECS opgeroepen angst. Hij maakte daarbij gebruik van een procedure, waarbij de rat een pijnlijke shock kon vermijden door binnen 10 sec. na plaatsing in een kleine ruimte via een opening naar een tweede ruimte te gaan. Alle ratten kregen gedurende 18 dagen een trial per dag. Na afloop van iedere trial kregen de dieren een ECS toegediend via oorklemmen. Het tijdsinterval tussen beëindiging van de trial en toediening van de ECS werd voor de diverse groepen van dieren gevarieerd. De lengte van het interval bedroeg 20 sec., 40 sec., 1 min., 4 min., 15 min., 1 uur, 4 uur en 14 uur. Een groep diende als controle. Als maat voor het leren gold het aantal trials, waarin het dier zich binnen de 10 sec. van de ene ruimte naar de andere begaf.

De slechtste leerprestaties werden geleverd door de groep, die na 20 sec. een ECS ontving. De prestaties werden progressief beter bij de 40 sec., 1 min., 4 min., en 15 min. groepen. Dieren die na een langer interval een ECS kregen (1, 4 en 14 uur) verschilden in hun prestaties niet van de controle-groep, die geen ECS kreeg toegediend. De ECS leidde in nagenoeg alle gevallen tot een tonisch-clonische convulsie. De tonische toestand trad onmiddellijk op en werd na enige seconden gevolgd door de clonische. Teneinde na te gaan of het geringere aantal succesvolle avoidancetrials te wijten was aan het feit, dat de dieren probeerden de ECS te vermijden, deed Duncan een controle-experiment, waarbij de diverse groepen de ECS niet toegediend kregen via de oren maar via de achterpoten. Bij deze wijze van toediening trad geen insensitiviteit op ten aanzien van externe stimuli in tegenstelling tot de via de oren toegediende ECS. Uit de resultaten van dit controle-onderzoek blijkt, dat alleen de dieren, die na 20 sec. de ECS toegediend kregen, slechtere prestaties leverden dan de controle-groep.

Het lijkt dan ook volgens de onderzoeker onaannemelijk, dat de effecten van de ECS op het leergedrag verklaard zouden kunnen worden in termen van avoidance. Wel komen de resultaten overeen met wat men zou verwachten op basis van de perseveratie-consolidatie theorie. "In conclusion then, it is assumed that in the present experiment a consolidation period follows the completion of each trial in the avoidance box. This period is less than 1 hr and very probably is not significantly longer than 15 min. The disrupting effect of an electroconvulsive shock, when applied during the consolidation interval, produces a loss of retention, which appears as slower learning. When the shock is interpolated sooner after each trial, less time is allowed for con-

solidation and there is greater interference with retention. When the shock is applied after consolidation has ceased, no retention loss is found". (p. 43).

Soortgelijke resultaten werden verkregen door Thompson en Dean (1955), Thompson (1957 a) en Thompson en Pennington (1957) bij een andere testprocedure. De onderzoekers gaven ratten een groot aantal trials achter elkaar bij een leertaak, die een visuele discriminatie vereiste. Motivatie hierbij vormde een pijnlijke shock. Een enkele ECS werd toegediend na een variabele periode, na beëindiging van de laatste trial. Deze bracht, wanneer het tijdsinterval binnen de 15 tot 60 minuten bleef, een aanzienlijk verlies aan retentie teweeg. Leukel (1957) kwam tot eenzelfde bevinding bij een doolhofaak.

Het onderzoek van Thompson en Pennington (1957) bracht verder aan het licht, dat de grootte van het effect van de ECS afhankelijk was van de tijdsduur tussen de trials. De onderzochte intertrial intervallen waren 45 sec., 2, 3, 4, 5 en 6 min. Wanneer na afloop van de laatste trial de ECS werd toegediend, bleek deze een groter effect te hebben bij de korte intervaltijden dan bij de lange. De verschillen kunnen volgens de onderzoekers verklaard worden in termen van de perseveratie-consolidatie theorie. Bij langere intervaltijden hebben perseveratieve tendenzen meer kans om een consolidering van het geheugenspoor te bewerkstelligen dan bij korte intervaltijden.

In een onderzoek naar de effecten van ECS op het leergedrag bij jonge ratten ($\pm 36,5$ dagen) en oude ($\pm 236,6$ dagen) vond Thompson (1957 b) een groter geheugenverlies bij de jonge dan bij de oude dieren. De intervaltijden tussen de laatste trial en de ECS bedroegen 30 sec. en 15 min. Deze gegevens werden bevestigd door Thompson et al. (1958).

Pennington (1958) induceerde bij een veertigtal ratten anoxia en trainde hen tezamen met 40 controledieren na drie weken op een leerprobleem, dat een discriminatie vereiste tussen horizontale en verticale lijnen. 30 sec. na beëindiging van de laatste trial ontvingen alle dieren een ECS. Uit de resultaten blijkt, dat bij de dieren waarbij anoxia geïnduceerd was, de ECS een sterker effect had op de retentie dan bij de controledieren. "Thus, the differential retention scores obtained in the present study suggest that rats subjected to extreme anoxia (and presumably, brain-damaged) demonstrate a longer perseveration time than do normals" (p. 689).

Aan de hier genoemde onderzoekingen kleven bezwaren. De gebruikte procedure maakte het onmogelijk nauwkeurig te bepalen op welk tijdstip leren plaatsvindt. Bovendien heeft meestal al gedurende een langere periode consolidering plaatsgehad alvorens de ECS wordt toegediend. In Duncan's (1949) experiment werd dit bezwaar weliswaar ondervangen door na iedere trial een ECS te geven. Braun, Russell en Patton (1949 a, b) toonden echter aan, dat een groot aantal ECS's, voorafgaande aan het leren, slechtere leerprestaties tot gevolg had.

Teneinde deze bezwaren te ondervangen, deden Heriot en Coleman (1962) een onderzoek, waarbij ze, met enige modificaties, gebruik maakten van een door Pearlman, Sharpless en Jarvik (1961) ontworpen methode. Allereerst werden de ratten onder voedseldeprivatie getraind om in een Skinnerbox door het neerdrukken van een hefboom voedsel te krijgen. Vervolgens werden ze gedurende de volgende vier dagen iedere dag gedurende 20 min. in de Skinnerbox geplaatst op een "continuous reinforcement schedule". Op de vijfde dag werkten de dieren gedurende 10 minuten in de box; de eerste keer, dat ze na de 10 min. de hefboom aanraakten, kregen ze twee pijnlijke shocks. Een variabel tijdsinterval hierna (1, 7, 26, 60 of 180 min.) werd hen een ECS toegediend. Na 24 uur kwamen de dieren weer in de Skinnerbox, waar ze de gelegenheid kregen om gedurende 10 min. op de hefboom te drukken ter verkrijging van voedsel. Het verschil tussen het aantal "barpressings" vóór de pijnvolle shock en het aantal vierentwintig uur later, vormde een index voor de mate, waarin de dieren

de pijnlijke ervaring met de hefboom vergeten waren.

Bij deze procedure bleken tijdsintervallen tot 60 minuten een significant verlies aan retentie op te leveren, vergeleken met controledieren. Een replicatie van Weissman (1964) leverde dezelfde resultaten op.

In een soortgelijk onderzoek, waarbij de intensiteit van de ECS werd gevarieerd, vond Weissman (1963) dat alleen supramaximale ECS intensiteiten, die tonische extensor aanvallen opriepen, een retrograde amnesie veroorzaakten. Variëring van het interval tussen de pijnlijke shock en de ECS (1,25 – 2,5 – 5 – 10 – 20 – 40 – 80 – 160 minuten) leverde een retrograde amnesie op bij intervallen tussen 1,25 en 40 minuten.

Madsen en McGaugh (1961) vonden eveneens dat een response, die een pijnlijke shock tot gevolg had bij ratten die geen ECS ontvingen, na 24 uur in mindere mate optrad dan bij ratten, die kort na de pijnlijke ervaring een ECS kregen toegediend.

3.2 Andere interpretaties betreffende het effect van ECS

Een aantal onderzoekers zochten een andere interpretatie met betrekking tot de effecten van ECS op het leren. Miller en Coons (1955) opperden de suggestie, dat de slechtere prestaties na een ECS niet te wijten zijn aan een interruptie van het consolidatieproces maar aan een conflictsituatie, waarin het dier verkeert.

De onderzoekers plaatsten ratten gedurende een aantal dagen onder voedseldeprivatie in een langwerpige doos, waarin zich aan een der korte wanden eten bevond. Tijdens het eten kregen de dieren een pijnlijke elektrische schok. Na het eten werd hen telkens een ECS toegediend; het interval tussen eten en ECS varieerde daarbij voor de diverse dieren. Op basis van de perseveratie-consolidatie theorie zou men mogen verwachten dat de dieren, die een ECS ontvingen, in mindere mate dan de controledieren de plaats waar het eten zich bevond, zouden vermijden. Dit bleek niet het geval.

De onderzoekers concludeerden uit hun resultaten, dat het effect van de ECS niet zozeer bestaat in het interromperen van het consolidatieproces als wel in het oproepen van avoidance-reacties met betrekking tot de ECS. De dieren met ervaring met de ECS zouden zich niet begeven naar de plaats waar het eten zich bevond, omdat dit gedrag leidde tot het krijgen niet alleen van een pijnlijke shock maar ook van een ECS. De resultaten van Duncan's (1949) experiment zijn volgens hen op soortgelijke wijze te verklaren. De dieren, die in dit experiment een ECS kregen toegediend, leerden de avoidance response minder snel, omdat voor hen vermindering van de pijnlijke shock een reactie betekende, die gevolgd werd door een ECS. Voor deze dieren ging het om een pijnlijke schok of een ECS.

Teneinde hun interpretatie van Duncan's experiment nader te verifiëren, deden Coons en Miller (1960) een tweetal experimenten, die zoveel mogelijk parallel liepen aan dat van Duncan. In het eerste experiment, dat als een replicatie van Duncan's onderzoek bedoeld was, vonden ook zij, dat de snelheid van leren van de avoidance reactie geringer was naarmate de ECS sneller op iedere trial volgde. Het interval, waarbinnen ECS nog effectief was, bleek bij hen echter kleiner. Bovendien vonden zij, dat kleinere intervaltijden tussen trial en ECS gepaard gingen met een grotere mate van urinatie en defecatie dan langere intervaltijden. Deze gegevens vormen volgens hen een indicatie voor een hogere emotionaliteit in functie van de korthed van het interval.

In het tweede experiment leerden zij ratten eveneens een pijnlijke shock te vermijden door van de éne ruimte naar de andere te gaan. Vervolgens keerden zij de procedure om in deze zin, dat de ratten, wanneer ze de avoidance reactie vertoonden, een pijnlijke shock ontvingen in de tweede ruimte. In de eerste ruimte daarentegen werd geen shock meer gegeven. De dieren moesten de avoidance response derhalve afleren. Telkens wanneer de avoidance reactie voorkwam, kregen de dieren na een variabele tijdsduur

een ECS toegediend. In afwijking van wat men volgens de perseveratie-consolidatie theorie zou verwachten, leerden de dieren de avoidance reactie sneller af, naarmate het interval waarna de ECS werd gegeven kleiner was. De onderzoekers duiden deze resultaten als het gevolg van aversie oproepende kenmerken van de ECS. Het effect van de ECS wordt beschreven in termen van *straf* en niet in termen van *verlies aan retentie*.

In een kritische bespreking van de experimenten van Miller en Coons wijst Glickman (1961) er op, dat hun verklaring weliswaar kan opgaan voor de experimenten van Duncan, echter niet aannemelijk lijkt met betrekking tot de experimenten van Thompson. "In order to explain Thompson's results in conflict terms, one would have to assume a delay of reinforcement gradient lasting at least 60 minutes, and the build up of a significant amount of fear following a single ECS. Such assumptions, although possible, would not be easy to support at the present time" (p. 223). Bovendien verwijst hij naar een onderzoek van Stainbrook (1948) bij patiënten, volgens welke pijn niet een noodzakelijk bestanddeel vormt van een goed toegediende ECS.

Meer gespecificeerd is de interpretatie van Adams en Lewis (1962 a, b) met betrekking tot de effecten van ECS op het leergedrag. Volgens hen moet de ECS beschouwd worden als een zeer sterke ongeconditioneerde stimulus, die een convulsie oproept als een ongeconditioneerde response. De convulsie, in haar geheel of partiëel, wordt sterk geconditioneerd aan stimuli, die kenmerkend zijn voor het apparaat waarin het onderzoek plaatsvindt. De op deze wijze geconditioneerde response zal sterk interfereren met de aangeleerde response (b.v. gaan naar het voedsel, vermijden van een pijnlijke shock) met als gevolg slechtere leerprestaties. Hun interpretatie trachtten ze te verifiëren in een drietal onderzoeken.

In het eerste experiment (Adams en Lewis, 1962 a) konden zij aantonen, dat een ECS interfereerde met het leren van een avoidance response drie dagen nadat de ECS was toegediend. "It is thus difficult to see how the ECS could have resulted in a "physiological storm" of sufficient duration to disrupt the consolidation of the engram from the final avoidance training trials in this experiment" (p. 300).

In een tweede experiment (Adams en Lewis 1962 b) leerden de ratten een avoidance reactie, waarna de helft van de dieren na iedere trial een ECS kreeg in de leersituatie en de andere helft in een situatie, die van de leersituatie verschilde. Bij beide groepen werd het trial-ECS interval gelijk gehouden. De groep, die in de leersituatie de ECS ontving, vertoonde minder avoidance reacties dan de groep, die in een andere situatie de ECS kreeg toegediend. Dit verschil kan niet verklaard worden in termen van de perseveratie-consolidatie theorie maar wel in termen van "competing responses".

In het derde experiment tenslotte (Adams en Lewis, 1962 b) werden ratten eerst getraind om ter vermindering van een pijnlijke shock via een wit compartiment te gaan naar een zwart. Alle dieren kregen in het zwarte compartiment een ECS. Vervolgens werden de dieren verdeeld in twee groepen. De eerste groep werd gedurende een vijftal dagen gedurende 5 minuten geplaatst in het zwarte compartiment, zonder dat ze daar een ECS ontvingen. De dieren van de tweede groep verbleven gedurende dezelfde tijd in hun normale kooien. Na deze periode vond hertesten plaats in de avoidance situatie. De dieren van de eerste groep vertoonden significant meer avoidance reacties bij hertesten dan de dieren van de tweede groep. Deze gegevens zijn congruent met de theorie van de "competing responses". Bij de dieren van groep I vond gedurende de periode van vijf dagen een deconditionering plaats met betrekking tot ECS en zwart compartiment, bij groep II niet.

Als de theorie van de "competing responses" juist is, moet het mogelijk zijn een generalisatie-effect aan te tonen met betrekking tot de avoidance reacties van het dier ten aanzien van situaties, die in mindere of meerdere mate verschillen van de situatie,

waarin de ECS werd toegediend. Om dit te onderzoeken trainden Yarnell en Adams (1964) drie groepen van ratten op een avoidance probleem. De situatie, waarin deze training plaatsvond, was voor de drie groepen verschillend. Vervolgens werden de dieren in iedere groep verdeeld in drie subgroepen. De dieren van de eerste subgroep kregen gedurende 6 dagen iedere dag een ECS in de situatie, waarin ze het probleem geleerd hadden; de dieren van de twee andere subgroepen kregen op soortgelijke wijze een ECS in de twee andere situaties. Vervolgens werden alle dieren hertest in de oorspronkelijke leersituatie. "The results show nearly perfect generalization was obtained in group B (where a bidirectional gradient was expected) but steep gradients with Groups A and C. Presumably the box in which ECS was administered established differential discrimination norms which influenced Ss performance in the post-training situation" (p. 471).

De resultaten van een onderzoek van Hudspeth, McGaugh en Thomson (1964) lijken een oplossing te bieden voor de controverse tussen de perseveratie-consolidatie theorie en de theorie van de "competing responses". De onderzoekers plaatsten 200 ratten eenmaal per dag op een klein platform. De helft van de dieren kreeg een pijnlijke shock wanneer ze van het platform afstapten, de andere helft niet. Na een variabel trial-ECS interval (0 sec., 20 sec., 30 min., 60 min.) ontvingen alle dieren een ECS, op twee controle-groepen na. Alle dieren kregen 8 trials.

Uit de resultaten blijkt, dat de dieren, die een pijnlijke shock gekregen hadden, een geringer aantal avoidance reacties vertoonden bij trial-ECS intervallen van 0 sec., 20 sec. en 30 min. dan de controle-dieren. Bij een interval van 60 min. werden geen verschillen gevonden. De dieren daarentegen, die geen pijnlijke shock gekregen hadden, maakten significant meer avoidance reacties bij trial-ECS intervallen van 0 en 20 sec., dan bij intervallen van 30 min. en 60 min.

Uit een analyse van de frequentie van de avoidance reacties in functie van de trials blijkt, dat "in the shocked groups the increases in mean avoidance responses varied directly with the time interval between the shock and the ECS treatment while in the non-shocked groups the increases in avoidance responses over the trials varied *inversely* with the trial-ECS interval" (p. 63). Uit een vergelijking tussen twee controle-groepen, waarvan er één wel en één niet een pijnlijke schok kreeg, en de twee ECS groepen met een trial-ECS interval van 0 sec., blijkt dat de toename in avoidance gedrag het grootste was in de controle-groep met pijnlijke ervaring, intermediair in de twee ECS groepen, terwijl er een geringe afname optrad bij de controle-groep zonder pijnlijke ervaring. "Thus, although immediate ECS treatments resulted in increased avoidance responses with repeated trials, the magnitude of the effect was less than that of repeated foot shocks of considerable less current" (p. 63).

Tot dezelfde resultaten kwamen Chorover en Schiller (1965) in een soortgelijk onderzoek. Wel bleek het interval waarbinnen de ECS een effect te zien gaf, in hun onderzoek aanzienlijk korter dan in dat van Hudspeth, McGaugh en Thomson. Terwijl de laatsten nog effecten vonden, wanneer de ECS na 30 min. werd toegediend, bleek het maximum interval in Chorover en Schiller's experiment 10 sec.

De gevonden resultaten vormen een aanwijzing, dat de effecten van ECS zowel betrekking hebben op het induceren van een retrograde amnesie als op het oproepen van aversie. Het is mogelijk dat dit aversief gedrag berust op enig leren, dat cumuleert bij een herhaalde aanbieding van ECS. Een argument hiervoor lijkt te liggen in het feit dat in geen van de genoemde experimenten het effect van ECS op retentie maximaal was. Een andere mogelijkheid is, dat stimuli kenmerkend voor het apparaat, gekoppeld worden aan de na-effecten van de ECS behandeling.

In het licht van de onderzoeken van Hudspeth, McGaugh en Thomson en van Chorover en Schiller lijkt het raadzaam een onderscheid te maken tussen de ex-

perimenten, waarbij een aantal malen een ECS werd toegediend en die, waarbij slechts eenmaal een ECS werd gegeven. Bij de eerste groep kan het progressief sterker wordende aversieve effect van de ECS de retrograde amnesie-effecten gaan overheersen. Dit geldt zowel voor Duncan's (1949) onderzoek als voor de experimenten van Miller en Coons (1955), Coons en Miller (1960), Adams en Lewis (1962 a, b) en Yarnell en Adams (1964), die erop gericht waren de theorie van de "competing responses" te verifiëren.

Bij de experimenten echter van Madsen en McGaugh (1961), Heriot en Coleman (1962) en Weissman (1963, 1964), waarbij slechts een ECS werd toegediend, lijkt de mogelijkheid tot inductie van aversie met betrekking tot de ECS wel tot een minimum gereduceerd. Hetzelfde geldt voor de experimenten van Thompson en zijn medewerkers (Thompson 1957 a, b; Thompson en Dean, 1955; Thompson en Pennington, 1957; Thompson et al., 1958) en van Leukel (1957) en Pennington (1958), die echter door hun procedure van eerst een groot aantal trials en dan een enkele ECS de consolidatieperiode niet goed onder controle konden houden.

Wat een interpretatie van de resultaten van Madsen en McGaugh (1961), Heriot en Coleman (1962) en Weissman (1963, 1964) in termen van aversie of "competing responses" bijzonder aanvechtbaar maakt, is het gegeven, dat de dieren, die een pijnlijke shock kregen bij aanraking van de hefboom en daarna een ECS kregen, bij hertest 24 uur later de hefboom vaker aanraakten dan de dieren van de controle-groep, die geen ECS kregen toegediend. Als de ECS een aversief effect zou hebben gehad, zou dit bij uitstek hebben moeten leiden tot een conditionering daarvan aan de hefboom, met als gevolg, dat bij hertest de met ECS behandelde dieren in minstens gelijke mate als de controle-dieren zich van aanraking van de hefboom zouden moeten onthouden hebben. Dit nu bleek in geen dele het geval.

Overziet men het geheel van experimenten, dan lijken de resultaten in het algemeen te pleiten voor een interpretatie van het effect van de ECS in termen van verlies aan retentie, ofschoon een ontstaan van "competing responses" en aversieve reacties, vooral bij herhaalde toediening van ECS, niet kunnen worden uitgesloten. Dit verlies aan retentie treedt voornamelijk op, wanneer het interval tussen leren en ECS kleiner is dan 1 uur. Binnen deze tijdsperiode is de grootte van het effect van de ECS op de retentie afhankelijk van de lengte van de periode tussen leren en ECS en wel zodanig, dat een korter interval leidt tot een groter verlies aan retentie.

3.3 Het effect van anoxia

Behalve met behulp van de ECS probeerden een aantal onderzoekers ook met behulp van andere technieken het perseveratie-consolidatie-proces na het leren te beïnvloeden. Hayes (1953) kon aantonen dat de effecten van ECS en anoxia, toegediend na het leren, van gelijke aard waren. Hij maakte bij zijn onderzoek gebruik van een doolhof, waarin de ratten iedere dag een trial kregen. Behandeling met ECS of anoxia vond plaats een uur na beëindiging van de dagelijkse trial.

Dezelfde resultaten verkregen Thompson en Pryer (1956) bij een doolhof, die een visuele discriminatie vereiste. Wanneer een ECS, toegediend 30 sec. na het leren werd gevolgd door een 10 min. durende blootstelling aan een gesimuleerde hoogte van 9150 meter, bleek de hierdoor geïnduceerde anoxia geen additioneel effect te hebben met betrekking tot het door de ECS veroorzaakte verlies aan retentie. (Thompson 1957 a). Blootstelling aan dezelfde gesimuleerde hoogte alleen bleek een effect te hebben, dat equivalent was aan dat van ECS (Thompson 1957 a).

Ransmeier en Gerard (1954) vonden dat het effect van anoxia op het leren van een doolhof afnam in functie van de lengte van het interval tussen leren en het induceren van anoxia.

3.4 Het effect van veranderingen in de lichaamstemperatuur

Verandering van de lichaamstemperatuur na het leren brengt in sommige gevallen eveneens een verlies aan retentie teweeg. Cerf en Otis (1957) gaven goudvissen tien trials achter elkaar in een avoidance probleem. Vervolgens verhoogden zij de lichaamstemperatuur van de vissen na een variabele tijdsduur (0, 15, 60 en 240 min.) gedurende een korte tijd tot 36,5° C. Uit retentietests na 24 uur bleek dat slechts 10,5% van de dieren, die onmiddellijk behandeld waren, het criterium van 5 correcte trials binnen de eerste 10 trials haalde; van de dieren, waarbij de lichaamstemperatuur pas na vier uren verhoogd werd, behaalde 56,2% het criterium. De twee andere experimentele groepen lagen tussen beide percentages in. Van de controle-dieren haalde 50% het criterium.

Verlaging van de lichaamstemperatuur na het leren van een doolhof bij hamsters leidt niet tot een verlies aan retentie in vergelijking met controle-dieren (Ransmeier en Gerard, 1954). Gerard (1955) vond, dat wanneer bij hamsters de lichaamstemperatuur direct na het leren werd verlaagd, een ECS, na een uur toegediend, eenzelfde verlies aan retentie tot gevolg had als een ECS, toegediend 15 minuten na het leren bij hamsters, waarvan de lichaamstemperatuur na het leren niet verlaagd werd.

3.5 Het effect van psychofarmaca

Een vierde groep van onderzoeken heeft betrekking op het effect van diverse psychofarmaca op het leerproces. Leukel (1957) trainde ratten in een "14-unit-Stone-multiple-T-water-maze". Na iedere dagelijkse trial ontvingen de dieren van de twee experimentele groepen een intraperitoneale injectie van 2% natrium pentothal in steriel water en wel voor de eerste groep na 1 min. en voor de tweede na 30 min. De dieren van de eerste groep vertoonden een significant geringere afname in foutenscores in functie van de trials dan de dieren van de tweede groep en de controle-groep. Tussen beide laatste konden geen significante verschillen worden aangetoond. "A 'consolidation' process is assumed to maintain the normal or control rate of habit acquisition from trial to trial, by continuing to fixate the practice effects of each trial after that trial is over. Reducing the activity by injecting sodium pentothal 1 min. after each trial could attenuate 'consolidation' after each trial that is followed by anesthesia, and therefore slow the rate of learning on those trials" (p. 306).

In een tweetal onderzoeken ging Lashley (1917) na welk het effect was van strychninesulfaat op de snelheid, waarmee ratten een doolhof leren. In zijn eerste experiment vond hij dat ratten, die een dagelijkse injectie van strychninesulfaat toegediend kregen, bij het leren van een cirkelvormige doolhof, ontworpen door Watson (1914), significant minder fouten maakten dan controle-dieren. Bij een replicatie, waarbij oudere en zwaardere dieren gebruikt werden, bleken er tussen beide groepen geen significante verschillen te bestaan. Omdat in beide onderzoeken alle dieren eenzelfde dosis strychninesulfaat ontvingen, ongeacht hun gewicht, bestaat de mogelijkheid, dat de negatieve resultaten bij de replicatie te wijten zijn aan het feit, dat voor de bij dit onderzoek gebruikte dieren de dosis te gering was.

Een beter gecontroleerd onderzoek naar het effect van strychninesulfaat op het leren van een Lashley III doolhof werd gedaan door McGaugh en Petrinovich (1959). Zij maakten daarbij gebruik van zeven groepen van ratten. Groep I ontving 10 min. voor de dagelijkse trials een injectie van 0,33 mg/kg strychninesulfaat, groep II een dosis van 0,66 mg/kg en groep III 1,0 mg/kg. De groepen IV tot en met VII dienden als controles. Per dag werden 5 trials gegeven met een trial interval van 30 sec. Het leer-criterium was vijf trials zonder fouten in zes opeenvolgende trials. De strychnine

groepen maakten minder fouten en hadden minder trials nodig om het gestelde criterium te halen dan de controlegroepen. Tegen een effect van het farmacon op de motivatie der dieren pleit het feit, dat de loopsnelheden van alle groepen niet van elkaar verschilden en voorts het feit, dat alle groepen niet verschilden in de mate waarin hun gewicht afnam.

Uit onderzoekingen naar de fysiologische effecten van strychnine in vitro blijkt, dat dit farmacon in lage concentraties de synapsweerstand vermindert. (Heinbecker en Bartley, 1939). Volgens Nachmansohn (1938) brengt strychnine een verlaging van de ChE activiteit in vitro te weeg.

Significante veranderingen in de mate van retentie als gevolg van toediening van cafeïne en seconal konden worden aangetoond door Paré (1961). Deze onderzoeker trainde vier groepen van ratten op een horizontaal-verticaal discriminatieprobleem. Op een en dezelfde dag werden bij ieder dier zoveel trials gegeven als nodig waren om het criterium van negen correcte trials in tien opeenvolgende trials te halen. Nadat dit criterium gehaald was, kreeg de eerste groep 35 mg/kg seconal natrium toegediend; de tweede groep 30 mg/kg cafeïne en de derde groep 0,8 cc/kg saline. De vierde groep fungeerde als controle.

Teneinde het interval tussen het bereiken van het criterium en de injectie te kunnen variëren, deelde Paré iedere groep, die een injectie ontving, in drie subgroepen in. De eerste subgroep kreeg de injectie toegediend 5 sec. na het halen van het criterium, de tweede subgroep na 2 min. en de derde subgroep na 1 uur. Alle dieren ontvingen 48 uur na de toediening van de injectie 25 hertest trials op hetzelfde probleem.

Ratten, die seconal natrium ontvingen, maakten significant meer fouten bij het her-testen dan de andere ratten; de met cafeïne ingespoten ratten daarentegen maakten significant minder fouten bij het her-testen dan de andere dieren. Bij de seconal groep bleek het aantal fouten omgekeerd evenredig aan de lengte van het interval criterium – injectie; bij de cafeïne groep werd een positieve relatie gevonden tussen beide variabelen. De seconal- en cafeïnesubgroepen, met een interval van 1 uur, verschilden niet significant van elkaar met betrekking tot het aantal fouten.

Terwijl dus onder invloed van een "depressans" een afname optreedt in de retentie van een geleerde taak, blijkt onder invloed van een "stimulans" juist het omgekeerde het geval, mits toediening van deze psychofarmaca plaatsvindt binnen een korte tijd na het leren van het probleem. "Hence, it seems that the memory trace can be manipulated so that retention is either facilitated or inhibited" (p. 508).

Gebruikmakend van dezelfde procedure, als hier reeds eerder werd beschreven naar aanleiding van het experiment van Heriot en Coleman (1962), met als enige modificatie water- in plaats van voedseldeprivatie, konden Pearlman, Sharpless en Jarvik (1961) aantonen, dat ether, natrium pentobarbital en pentylenetetrazol een retrograde amnesie kunnen veroorzaken. Het maximum interval, waarbinnen ether effectief was bleek 5 min.; bij natrium pentobarbital (30 mg/kg) bedroeg het 10 min., terwijl bij pentylenetetrazol nog effecten aantoonbaar waren wanneer het interval 4 dagen bedroeg.

Met betrekking tot de effecten van ether en natrium pentobarbital merken de onderzoekers op "that the consolidation process, at least in its initial stages, is incompatible with a state of surgical anesthesia (p. 111). Wat het effect van pentylenetetrazol betreft: "Interference with memory by convulsions occurring hours or days after the learning trial probably depends upon a different mechanism, related to the clinically observed sequelae of convulsive treatment, which are characterized by various transient derangements including confusion and memory lacunae" (p. 111–112).

Een uitgebreid onderzoek naar het effect van atropine op het leren stamt van Whitehouse (1964). Drie groepen van ratten werden getraind op een successief discriminatie-

probleem in een T-vormige doolhof. Wanneer de verticale balk van de T zwart was en een zoemtoon werd aangeboden, diende het dier naar rechts te gaan om zijn eten te vinden; wanneer de verticale balk wit was en de zoemtoon afwezig, bevond zich het eten in de linkerarm van de T. Per dag werden 10 trials gegeven; het leercriterium was 18 correcte trials in twee opeenvolgende dagen van 10 trials.

Groep A ontving iedere dag ongeveer 60 min. voor de aanvang van de trials 2 mg/kg atropinesulfaat vanaf de eerste testdag totdat het criterium was bereikt. De "latent learning" groep (LL) ontving eenzelfde dosis van de eerste testdag tot en met de zevende. Vanaf de achtste testdag ontving deze groep saline-injecties totdat het criterium was bereikt. Gedurende de eerste zeven dagen was in geen van beide armen voedsel aanwezig. De "minimal learning" groep (ML) kreeg saline-injecties van de eerste tot en met de zevende dag; vanaf de achtste dag werd iedere dag 2 mg/kg atropinesulfaat toegediend. De controlegroep (C) ontving enkel saline-injecties. Training van deze laatste groep ging door tot de 22ste dag; hierna werden de dieren verdeeld in twee groepen. De C II groep ontving ook op de volgende 4 dagen saline, de "overlearned" groep (OL) ontving gedurende hetzelfde aantal dagen 2 mg/kg atropinesulfaat. Gedurende deze dagen werd de training voortgezet.

Het gemiddeld aantal trials, dat de C groep nodig had om het criterium te halen, bedroeg 75; de A groep had gemiddeld 140 trials nodig. Het verschil tussen beide groepen bleek significant ($p < .001$). Niet significant van elkaar verschillend waren beide groepen met betrekking tot het aantal fouten (C groep gemiddeld: 28,7 en A groep gemiddeld: 33,0).

Uit een vergelijking tussen de C groep en de LL groep met betrekking tot het aantal correcte trials op de achtste dag blijkt, dat de C groep in deze superieur was aan de LL groep. Als het effect van atropine gelegen zou zijn in het ten ongunste beïnvloeden van het loopgedrag en niet in het belemmeren van het leren, dan zouden beide groepen niet van elkaar moeten verschillen. De resultaten wijzen echter uit, dat het vergaren van informatie met betrekking tot de doolhof, resulterend in een zeer versneld leren, wanneer beloning wordt geïntroduceerd, bij de LL groep achterwege bleef. Op het fenomeen van het zg. latente leren zullen we in hoofdstuk III terugkomen.

Terwijl de leercurves van de C groep en de ML groep tot en met de zevende testdag nagenoeg samenvielen, was dit vanaf de achtste dag, toen aan de ML groep atropine toegediend werd, niet meer het geval. Tegenover een voortdurende verbetering van het leren van de C groep vanaf de achtste dag, staat een sterke verslechtering bij de ML groep, gevolgd door een heel langzame verbetering. Eenzelfde verslechtering trad op bij de OL groep nadat deze vanaf de 22ste dag atropine injecties ontving. De C II groep bleef daarentegen een hoge frequentie van correcte trials manifesteren.

"There are several ways in which atropine could have an inhibitory effect on measures of learning. The first possibility is that atropine alters the ability of S to learn through an effect on the acetylcholine cycle of the central nervous system. A second possibility is that atropine may alter the motivational state of S or the stimulus properties of the reinforcer by means of an action on the peripheral nervous system" (p. 15).

Een replicatie van dit onderzoek werd gedaan door Whitehouse, Lloyd en Fifer (1964). Deze onderzoekers besloten naast de atropinegroep en de controlegroep een derde groep te introduceren, die methylatropine kreeg toegediend. Terwijl de werking van atropine bestaat in het blokkeren van de activiteit van acetylcholine in synapsen van zowel het perifere als het centrale zenuwstelsel, blijkt methylatropine voornamelijk de activiteit van acetylcholine in het perifere zenuwstelsel te blokkeren. De atropinegroep kreeg 30-40 min. voor de aanvang van de dagelijkse trials 2 mg/kg sulfaat toegediend; de methylatropine groep ontving op dezelfde tijd eenzelfde dosis atropine methylnitraat.

De atropinegroep bleek significant meer trials nodig te hebben en significant meer fouten te maken, alvorens het criterium werd bereikt, dan de methylatropine- en de controlegroep. Op geen van beide variabelen verschilden deze beide laatste groepen significant van elkaar. Dit betekent, dat de mogelijkheid dat het effect van atropine te wijten is aan een verandering van de stimuluseigenschappen van de reinforcer ten gevolge van zijn werking op het perifere zenuwstelsel, uitgesloten lijkt.

Om na te gaan of het effect van atropine op het leren te wijten is aan een veranderde motivatie, onderzochten dezelfde onderzoekers de voedselinname bij de dieren van alle drie de groepen. Het bleek, dat zowel onder invloed van atropine als onder die van methylatropine de voedselinname gedurende een twee uur durende voederperiode geringer was dan onder de controle-condities. Op de dag na de injecties en ook op daaropvolgende dagen bleken de drie groepen ten aanzien van deze variabele niet te verschillen. Het feit, dat zowel de atropine- als de methylatropine-groepen minder aten, terwijl beide groepen verschilden in leerprestaties, wijst er op dat het effect van atropine op het leren niet beschouwd kan worden als een gevolg van een veranderde motivatie.

Omdat het bij een successief discriminatieprobleem van essentieel belang is, dat een prikkel wordt vastgehouden totdat de reactie gemaakt is, lijkt een verklaring van het effect van atropine op het leren in termen van een vertraagde consolidatie niet uitgesloten.

In een tweetal experimenten gingen Doty en Doty (1963, 1964) na welk het effect was van chloorpromazine op het leren van een "shock-avoidance" probleem en op de retentie daarvan. In het eerste onderzoek (1963) trainden zij een groep van ratten op een eenvoudig "shock-avoidance" probleem en een tweede groep op eenzelfde probleem, waarbij echter het maken van een discriminatie vereist was. Nadat de dieren het criterium bereikt hadden, werden de geconditioneerde stimulus en de pijnlijke shock ontkoppeld, waarna de snelheid van extinctie van de avoidance-reactie bepaald werd. Beide groepen werden verdeeld in twee subgroepen, waarvan er een 2 uur voor de aanvang der dagelijkse trials 1,25 mg/kg chloorpromazine hydrochloride ontving en de andere saline-injecties. Bij de extinctie trials kreeg de helft van de met chloorpromazine behandelde dieren wederom eenzelfde dosis van dit farmacon; de andere helft ontving saline-injecties. Dezelfde procedure werd gevolgd bij de saline-groepen. Uit de resultaten blijkt, dat chloorpromazine bij beide problemen zowel het leren als de extinctie negatief beïnvloedde. Verder bestond er zowel bij het leren als bij de extinctie een sterke interactie tussen het effect van het farmacon en de graad van moeilijkheid van het probleem.

Als het enige effect van chloorpromazine zou bestaan in de reductie van angst, zoals o.a. gesuggereerd wordt door Davis, Capehart en Llewellyn (1961), dan zou men mogen verwachten, dat het effect van dit farmacon bij beide problemen even groot zou zijn. Dit nu was niet het geval. Het effect van chloorpromazine bleek positief gecorreleerd met de moeilijkheid van het probleem. De onderzoekers besluiten, "that, under the conditions of this experiment, the drug is not simply acting to reduce fear, but in some undetermined manner is interfering with processes necessary for problem solution" (p. 745).

In een tweede onderzoek (1964) probeerden dezelfde onderzoekers deze "undetermined manner" nader te bepalen. Hiertoe trainden zij vijf groepen van 50 ratten, die verschilden in leeftijd (30-120-280-365 en 600 dagen oud) op een eenvoudig "shock-avoidance" probleem. Iedere groep werd vervolgens verdeeld in vijf subgroepen. Van deze subgroepen ontvingen de eerste vier na iedere dagelijkse trial een intraperitoneale injectie van 2 mg/kg chloorpromazine hydrochloride, waarbij het interval tussen trial

en injectie resp. 10 sec., 30 min., 1 uur en 2 uur bedroeg. De vijfde subgroep ontving na iedere dagelijkse trial een saline-injectie.

Terwijl het leren van het probleem bij de saline-groepen niet significant variëerde in functie van de leeftijd, bleek het leren vertraagd bij alle groepen, wanneer het interval tussen trial en injectie 10 sec. bedroeg. Bij de intervallen van 30 min., 1 uur en 2 uur bleek het effect van chloorpromazine alleen significant aantoonbaar bij de leeftijds-groepen van 30 en 600 dagen, met één uitzondering nl. de 30 dagen oude groep met een intervaltijd van 2 uur. "Similarity of effects produced by the tranquilizer and certain CNS depressants in impeding the acquisition of avoidance responses suggest that chlorpromazine may exert its effects on fear-motivated learning, not by reducing fear, but by interfering with memory consolidation" (p. 333).

Verder blijkt uit de gegevens, dat de lengte van het interval, gedurende welke de consolidering plaatsvindt, ten dele bepaald wordt door de leeftijd. De consolidering neemt een langere tijd in beslag bij jonge en oude dan bij jonge volwassen ratten. Dit impliceert, dat het interval tussen opeenvolgende trials althans ten dele bepalend is voor de snelheid, waarmee ratten van verschillende leeftijden een probleem leren.

Teneinde na te gaan of deze veronderstelling juist is, trainden Doty en Doty (1964) drie groepen van ratten in de leeftijdsgroepen 30, 120 en 600 dagen op hetzelfde probleem als in het vorige onderzoek werd geïntroduceerd. Iedere groep was verdeeld in vijf subgroepen, die van elkaar verschilden in de lengte van het interval tussen twee opeenvolgende trials (10 sec., 30 min., 1 uur, 3 uur en 24 uur). Alle dieren kregen 30 trials. Bij een interval van 10 sec. bleek in alle leeftijdsgroepen het gemiddeld aantal avoidance reacties lager te liggen dan bij langere intervaltijden. Bij een intertrial interval van 30 min. en 1 uur bleken alleen bij de 30 en 600 dagen oude ratten de gemiddelde aantallen avoidance reacties lager te liggen dan die bij langere intervaltijden. Bij de intertrial-intervallen van 3 uur en 24 uur werden geen significante verschillen met betrekking tot deze variabele gevonden tussen de verschillende leeftijds-groepen.

Als de verschillende leeftijdsgroepen zouden verschillen in de mate van motivatie, zouden er geen verschillen moeten gevonden zijn tussen de subgroepen binnen iedere leeftijd. Het feit, dat deze verschillen wel aanwezig waren en bovendien alle groepen tot dezelfde prestaties kwamen bij de lange intervaltijden, pleit voor de hypothese, dat de consolidering van het geheugenspoor bij 30 dagen en 600 dagen oude dieren een langere tijd in beslag neemt dan bij 120 dagen oude ratten.

3.6 Het effect van functionele decorticatie

Bureš en Burešová (1963) konden in een tweetal onderzoeken aantonen, dat ook functionele decorticatie met behulp van de door Leão ontwikkelde "spreading cortical depression" techniek, leidde tot een afname van retentie, wanneer het interval tussen het leren en de functionele decorticatie niet te lang was.

In het eerste experiment trainden zij ratten op een links-rechts discriminatieprobleem onder shock-avoidance motivatie. Eerst leerden de dieren naar rechts te gaan, totdat een criterium van 9 correcte trials in tien opeenvolgende keuzen was bereikt. Vervolgens kregen ze 10 overtraining trials in dezelfde richting. Een uur hierna werd de linkerarm van de doolhof correct gemaakt. Nadat de dieren ook dit discriminatieprobleem geleerd hadden tot eenzelfde criterium, werden de dieren verdeeld in vijf groepen. De eerste twee groepen kregen een ECS, resp. 1 min. en 2 uur nadat het criterium bereikt was. Bij de tweede volgende groepen werden filterpapiertjes, doordrenkt met 25% KCl, gelegd op de frontoparietale arealen van de cortex. Ook hier bedroeg de periode tussen het bereiken van het criterium en het aanbrengen van de KCl resp. 1 min. en

2 uur. De vijfde groep fungeerde als controle. Na 24 uur kregen de dieren eerst drie vrije keuzen, waarna hun een nieuwe discriminatie-omkering (nu rechts correct) werd geleerd tot het voornoemde criterium.

Bij de groepen met een interval van 1 min. bleken zowel ECS als bilaterale corticale "spreading depression" een sterke afname in retentie te veroorzaken. De dieren van de ECS groep gingen bij de drie vrije keuzen nagenoeg allemaal naar rechts; bij de "spreading depression" groep bleken naar links- en naar rechtsgaan ongeveer gelijk verdeeld. Dat deze gelijke verdeling niet de manifestatie was van een volledige eliminatie van zowel het geleerd hebben naar rechts te gaan als dat van naar links te gaan, blijkt uit het feit, dat een aanzienlijk aantal trials nodig was alvorens de nieuwe discriminatie omkering werd geleerd. Aanzienlijk minder groot waren de effecten van ECS en "spreading depression" bij een interval van 2 uur. Ook hier echter bleek de afname van de retentie van de linksdiscriminatie groter dan die van de rechtsdiscriminatie.

In het tweede experiment werden ratten ieder afzonderlijk geplaatst in een bak, die verbonden was met een klein compartiment. De dieren konden de gehele ruimte exploreren gedurende een drietal minuten. Gemeten werd de tijd, die ze in de grote en in de kleine ruimte doorbrachten. Vervolgens werden de dieren geplaatst in het kleine compartiment, waar ze gedurende 1 min. pijnlijke elektrische schokken toegediend kregen. 1 min., 2 uur of 6 uur hierna kregen drie groepen een ECS en drie groepen een bilaterale functionele decorticatie. Een zevende groep fungeerde als controle. Na 24 uur werden de dieren weer geplaatst in de grote ruimte. Bepaald werd wederom de tijd, die ze doorbrachten in het kleine compartiment.

Uit de resultaten blijkt dat bij de hertesting nagenoeg geen enkele van de controle-dieren het kleine compartiment binnenging. Van de experimentele groepen met een intervaltijd van 1 min., verbleven de ECS dieren langer in het kleine compartiment dan de "spreading depression" dieren en deze weer langer dan de controles. Ook bij een intervaltijd van 2 uur verbleven de experimentele dieren langer in de kleine ruimte dan de controles. Bij een intervaltijd van 6 uur bleken tussen de verschillende groepen geen grote verschillen meer te bestaan.

Een probleem bij de evaluatie van beide experimenten vormt het feit, dat de onderzoekers geen enkele van de gevonden verschillen statistisch toetsten op significantie.

3.7 Het effect van sensorische stimulatie

Tot slot dienen te worden vermeld experimenten van Thompson (1957c) en Thompson en Bryant (1955). Deze onderzoekers gaven ratten, onmiddellijk nadat ze een visueel discriminatieprobleem hadden geleerd, een sterke visuele stimulatie. Bij hertesting bleken deze dieren slechtere prestaties te leveren dan controle-dieren. Deze resultaten worden door hen geïnterpreteerd in termen van verstoring van het perseveratie-consolidatieproces van de geheugensporen.

§ 4. Neurofysiologische en biochemische aspecten van de consolidatie

4.1 Neurofysiologische aspecten

Hernemen we de definitie die Dingman en Sporn (1961) geven van het geheugenspoor ("memory trace") als een bepaalde nieuwe toestand die is ontstaan, dan lijkt het in het in het licht van de eerder besproken onderzoeken juist te stellen dat de stabiliteit van deze nieuwe toestand niet van het begin af aan maximaal is. Gedurende een beperkte tijd na het leren blijkt het mogelijk om met behulp van bepaalde technieken

de oude toestand weer op te roepen. Na deze periode hebben deze technieken echter geen enkel effect meer op de nieuw ontstane toestand. "Clearly, some process must continue in the nervous system after having an experience before an enduring memory is established; rather as if, after exposing a film, one had to wait a while before developing it or no picture would remain. A certain time is required for the fixation of experience and we have called it the "fixation time" (Gerard, 1963, p. 26). Hebb (1949)¹⁰ en Gerard (1949, 1953, 1963) veronderstellen nu, dat deze fixatie bewerkstelligd wordt door electrofysiologische activiteit in cerebro, die, gedurende het leren op gang gebracht, ook na het leren nog enige tijd blijft voortbestaan en die als functie heeft een min of meer irreversibele verandering in het cerebrum te induceren.

Lorente de N6's (1938) onderzoeken naar de activiteit van ketens van internunciale neuronen brachten Hilgard en Marquis (1940) er toe te speculeren dat "reverberatory circuits" ten grondslag liggen aan geheugensporen. De grondidee van deze "reverberatory circuits" is, dat er niet enkel en alleen een lineaire verbinding bestaat van receptorcellen naar effectorcellen in cerebro, maar dat tussengekoppelde internunciale neuronen zorgen voor terugkoppeling. In deze terugkoppelingscircuits blijft de electrofysiologische activiteit gedurende enige tijd bewaard. Een probleem echter, volgens Hilgard en Marquis, is dat deze "reverberatory circuits" slechts gedurende een zeer korte tijd in stand kunnen blijven o.a. ten gevolge van de ontwikkeling van refractoire toestanden in de betrokken cellen. Een geheugenspoor, dat enkel op de electrofysiologische activiteit in deze circuits zou berusten, zou derhalve wel zeer vluchtig zijn. Hebb (1949) en Gerard (1949, 1953, 1963) namen de hypothese van de "reverberatory circuits" over in hun fixatietheorie. Ten gevolge van een enige tijd durende reverberatie van neurale impulsen in de circuits treden er volgens hen min of meer permanente veranderingen op in de synapsen, die in deze circuits liggen. Hebb (1949) formuleert de volgende aanname: "When an axon of cell A is near enough to excite a cell B and repeatedly or persistently takes part in firing it, some growth process or metabolic change takes place in one or both cells such that A's efficiency, as one of the cells firing B, is increased" (p. 62). Gerard (1963) rekent uit, dat in 15 minuten, met 50 reverberaties per seconde, er zo'n 100.000(?) reverberaties zouden plaatsvinden. "This is the kind of repetitious impact of an experience that is likely to fix it. It is the old story of one drop of water on the ground disappearing, but a million drops digging a channel, an irreversible material change". (Gerard, 1963, p. 26).

De vraag blijft of een dergelijke electrofysiologische activiteit in de "reverberatory circuits" zo lang blijft voortbestaan, dat een permanente verandering bewerkstelligd wordt. Onderzoeken van Burns (1951, 1954) lijken met betrekking tot de duur van de activiteit een positief antwoord te geven. Deze onderzoeker isoleerde kleine stukken van de cortex van de rest van het cerebrum, daarbij de bloedtoevoer naar deze stukken zoveel mogelijk intact latend. Hij vond, dat een enkele serie van impulsen in zo'n geïsoleerd stukje cortex een electrofysiologische activiteit kon oproepen, die 30 minuten of zelfs langer aanwezig bleef. Deze activiteit kon tot stilstand gebracht worden door de bloedtoevoer tijdelijk af te sluiten, ofschoon deze procedure niet een permanente verandering in cerebrale excitabiliteit tot gevolg had. Het bleek verder gemakkelijker deze activiteit op te roepen bij herhaalde toediening van impulsen. De na de toediening opgeroepen activiteit is volgens Burns waarschijnlijk ten dele toe te schrijven aan "reverberatory" activiteit tussen groepen van neuronen en ten dele aan verschillende depolarisatiesnelheden binnen verschillende segmenten van individuele neuronen.

Hoe wordt nu de electrofysiologische activiteit in de "reverberatory circuits" zo lang

¹⁰ Bij citaten werd gebruik gemaakt van Hebb (1961).

na toediening van de stimulus in stand gehouden? "In monosynaptic arcs, the influence of a presynaptic conditioning volley persists for only some 12 to 15 milliseconds. Even in multisynaptic arcs, where there is opportunity for recirculation of impulses through interneuron chains, the conditioning influence (facilitatory or inhibitory) rarely lasts for more than 100 milliseconds (Ruch et al., 1962, p. 152). Een mogelijke oplossing voor dit probleem is volgens Ruch et al., (1962) te vinden in het fenomeen van de "post-tetanic potentiation".

Wanneer men de afferente vezel van een monosynaptische reflexboog gedurende enige seconden met hoge frequentie ("tetanisch") prikkelt, dan blijkt een daarna toegediende prikkel in het motorneuron een response van een grotere amplitudo teweeg te brengen, dan wanneer de repetitieve tetanische prikkeling achterwege blijft. Deze potentiatie blijft gedurende enige tijd na de tetanische stimulatie voortbestaan. "Such behavior, in which a simple training session (tetanus) alters the responsiveness of the system for relatively long periods, may be likened to a simple form of memory or learning" (p. 153).

Fessard en Szabo (1961) veronderstellen nu, dat autogene, repetitieve ontladingen van het neuron (zg. spontane activiteit) een tetanische potentiatie oproepen, die resulteert in een zeker niveau van transmissie-efficiëntie. Iedere voorbijgaande verandering in de frequentie zal een toename van de tetanische potentiatie tot gevolg hebben, die seconden of minuten langer duurt dan zijn oorzaak. "Il est facile de comprendre comment la même suite d'événements opérant plusieurs fois le long d'une structure polyneurone en chaîne peut aboutir à un très important allongement de la trace finale laissée par une hyperactivité de durée brève à l'entrée" (p. 368).

In het licht van de theorie van de "reverberatory circuits" wordt het duidelijk, waarom farmaca die binnen bepaalde grenzen de synapstransmissie faciliteren, leiden tot betere leerprestaties, dan farmaca die de synapstransmissie minder efficiënt maken. Bij de eerste groep van farmaca zal de reverberatie in sneller tempo verlopen dan bij de tweede groep met als gevolg dat het aantal reverberaties dat nodig is om de fixatie te realiseren, eerder bereikt wordt bij de eerste groep dan bij de tweede. Maximale stabiliteit van de nieuwe toestand wordt bij de eerste groep na een korter interval bereikt dan bij de tweede.

Verder wordt het duidelijk, waarom bij een sterke daling van de lichaamstemperatuur het effect van de ECS langere tijd na het leren kan opgeroepen worden dan in het geval dat deze daling achterwege blijft. (Gerard, 1955). De geringere spontane activiteit in cerebro als gevolg van de verlaagde lichaamstemperatuur zal tot gevolg hebben dat het aantal reverberaties per seconde afneemt en de fixatietijd wordt verlengd.

4.2 Biochemische aspecten

De volgende vraag is, welke de aard is van de structurele veranderingen, die opgeroepen worden door de electrofysiologische activiteit in de "reverberatory circuits". Ramon y Cajal (1895) opperde de suggestie, dat de min of meer permanente veranderingen in het zenuwstelsel als gevolg van ervaring of training plaats zouden vinden in het gebied van de synaps. Hebb (1949) nam deze idee over en specificeerde zijn reeds eerder hier geciteerde aanname als volgt: "When one cell repeatedly assists in firing another, the axon of the first cell develops synaptic knobs (or enlarges them if they already exist) in contact with the soma of the second cell" (p. 63).

Ook Krech, Rosenzweig en Bennett (1961) gaan uit van de assumptie van veranderingen in de synaps. Zij stellen dat de electrofysiologische activiteit in de "reverberatory circuits" op de duur leidt tot een meer efficiënte synapstransmissie ten gevolge van een toename van de ACh concentratie en de mate van AChE activiteit.

Deze opvatting doet de vraag rijzen hoe de toename in ACh concentratie en mate van AChE activiteit wordt gerealiseerd. Een mogelijkheid is, dat zowel de enzymen, die betrokken zijn bij de synthese van ACh als het enzym AChE in aantal toenemen. Omdat ribonucleïnezuur (RNA) een essentiële rol speelt bij de aanmaak van deze enzymen, zou men in dat geval mogen verwachten, dat de concentratie van RNA verhoogd wordt in die cellen, die blootstaan aan een voortdurend bombardement van prikkels. Er zijn een aantal onderzoeken, die in deze richting wijzen.

Hydén en Pigon (1960) stelden konijnen bloot aan rotatie en bepaalden vervolgens de hoeveelheid RNA in individuele zenuwcellen van de nucleus vestibularis Deiters en in de er om heen liggende glia. In vergelijking met controle-dieren vertoonden deze dieren een toename van RNA in het neuron ($p = 0.01$) en een afname van RNA in de gliacellen ($p = .001$).

Chamberlain, Halick en Gerard (1963) brachten bij ratten unilaterale cerebellaire lesies aan door ablatie van ofwel de oppervlakte van de lobus anterior, ofwel de nuclei cerebelli. Deze lesies brachten een posturale asymmetrie te weeg, die bij de achterpoten 10 tot 35 mm groot was. Na een variabel tijdsinterval sneden zij vervolgens de medulla spinalis door ter hoogte van T 7. Wanneer deze transsectie plaatsvond binnen een periode van 40 minuten na het verschijnen van de posturale asymmetrie van de achterpoten, verdween de asymmetrie nagenoeg volledig bij 12 van de 15 dieren. De gemiddelde afwijking bedroeg 0,4 mm. Bij de drie andere dieren werden afwijkingen gevonden van 5,5 en 6 mm. Bij transsectie na een interval van 45 min. of langer bleef de asymmetrie aanwezig bij 31 van de 34 dieren. De gemiddelde afwijking bij deze dieren bedroeg 9,9 mm. Van de overige drie dieren vertoonde een dier een afwijking van 4,5 mm (interval: 50 min.) een tweede dier een afwijking van 4 mm (interval: 55 min.); het derde dier had een afwijking van 3 mm en een intervaltijd van 70 min.

Bij 18 controle-dieren, waaraan alleen natrium pentobarbital of ether werd toegediend, trad slechts een zeer voorbijgaande asymmetrie op, die meestal slechts enkele minuten duurde. De maximale blijvende asymmetrie, die op deze wijze kon worden opgeroepen, bedroeg 2 mm. Twee controledieren werden met behulp van natrium pentobarbital gebracht in een toestand van lichte anesthesie, waarna hun achterpoten zo werden vastgebonden dat er een extreme asymmetrie (50 mm) aanwezig was. Toen de achterpoten na 1 uur weer losgemaakt werden, bleek bij een dier een afwijking van 10 mm en bij het andere een afwijking van 15 mm te bestaan. Deze afwijkingen waren na drie uur verminderd tot 0 en 3 mm. Fixering van de voorpoten in een asymmetrische houding had geen effect op de achterpoten. Bij geen van de drie controledieren, waarbij alleen de transsectie plaatsvond, werd een asymmetrie van de achterpoten gevonden.

De gemiddelde duur van de observaties bij de dieren met zowel cerebellaire lesie als transsectie bedroeg 3 uur. Bij twee dieren, waarbij de observatieperiode zich uitstrekte tot 17 en 20 uur, bleek de asymmetrie ook op het einde van deze periode nog aanwezig. "Clearly postural asymmetries, produced in the rat by various central lesions, persist after spinal cord transection if and only if they have been maintained for some 45 min. This fixation time is consonant with other evidence for a "reverberation and fixation" theory of memory. Presumably, continued physiological activity can produce an enduring material change (structural, electrical or biochemical) in the neurons or neural nets of the spinal cord" (p. 670).

Vertraging van de snelheid van synthese van RNA door middel van 8-azaguanine verlengde het interval waarbinnen transsectie de asymmetrie ophief, tot 70 min.; U - 9189, een "malononitrile dimer", die volgens Grinnell de vorming van RNA in neuronen versnelt, verkortte dit interval tot 25 min. (Gerard, 1963).

Toediening van stoffen, die de snelheid van synthese van RNA beïnvloeden, blijkt ook

gepaard te gaan met veranderingen in leerprestaties. Dingman en Sporn (1961) trainden 29 ratten achtereenvolgens op twee ruimtelijke discriminatieproblemen in een waterdoolhof, ontworpen door Rosvold en Mirsky (1954). Als motivatie diende het kunnen verlaten van het water. Op basis van hun prestaties bij deze twee problemen verdeelden de onderzoekers de ratten vervolgens in twee groepen in. De eerste groep werd intracisternaal (onder lichte ether anesthesie) een injectie toegediend van 8-azaguanine (136 μ g). De andere groep ontving op dezelfde wijze een saline-injectie. 15 min. na deze injectie kreeg iedere rat 15 trials op een derde ruimtelijk discriminatieprobleem in dezelfde waterdoolhof. Het intertrial interval bedroeg 3 min. Bepaald werden het aantal vakken, dat de rat per seconde bezocht, het aantal fouten, gemaakt gedurende de eerste trial en het totaal aantal fouten.

Uit de resultaten blijkt, dat de 8-azaguanine groep gemiddeld 30 fouten maakte in de 15 trials; de controlegroep daarentegen maakte gemiddeld 15 fouten. Het verschil tussen beide groepen is significant ($p < .05$). Ook met betrekking tot het aantal fouten, gemaakt gedurende de eerste trial, verschillen beide groepen significant ($p < .01$). Het grootste verschil tussen beide groepen bleek aanwezig gedurende de periode van 15-30 min. na de intracisternale injectie. "In this connection it is of interest that in the tracer experiments ... the maximal labeling of RNA with 8-azaguanine- 2-C^{14} occurred 30 min. after intracisternal injection of the radioisotope" (p. 8). Het feit, dat beide groepen nagenoeg gelijke aantallen vakken per seconde bezochten, wijst er op dat de verschillen in leren niet te wijten kunnen zijn aan verschillen in de mate van activiteit. Bij een tweede onderzoek trainden zij 16 ratten op het derde ruimtelijk discriminatieprobleem in de waterdoolhof. De dieren kregen 15 trials per dag; het leercriterium was 15 opeenvolgende trials zonder fouten. Op basis van het aantal trials dat zij nodig hadden om dit criterium te bereiken, werden de dieren vervolgens verdeeld in twee groepen, die dezelfde injecties kregen als die van de twee groepen van het voorgaande experiment. De injecties werden toegediend 30 min. na het bereiken van het criterium. 15 Min. hierna kregen alle dieren een enkele retest trial op hetzelfde probleem. Ofschoon de azaguanine groep gemiddeld twee maal zoveel fouten maakte gedurende deze retest trial als de controlegroep, bleek dit verschil statistisch niet significant. Een nadeel van de door de onderzoekers gebezigde procedure is, dat door het geven van slechts een retest trial het effect van "novelty"-reacties niet kon worden gecontroleerd.

Bij de bespreking van hun resultaten merken de onderzoekers op, dat deze niet bewijzen dat het RNA metabolisme direct iets te maken heeft met de vorming van geheugensporen in cerebro. Het is volgens hen mogelijk dat 8-azaguanine interfereert met metabolische processen die noodzakelijk zijn voor geheugen, maar niet direct gerelateerd aan het RNA metabolisme, ofwel die noodzakelijk zijn voor een juiste leermotivatie, ofwel die noodzakelijk zijn voor adequaat gedrag in een leersituatie. "Thus, for the present, it can only be tentatively suggested that there may be an inhibitory effect of 8-azaguanine on memory in the psychological sense and that this effect may depend on the incorporation of 8-azaguanine into brain RNA" (p. 9).

In een tweetal onderzoekingen gingen Davis, Bright en Agranoff (1965) na of toediening van een ECS of van puromycine bij goudvissen een effect had op de mate van retentie van een geleerde taak. In het eerste experiment werd goudvissen geleerd een pijnlijke shock te vermijden door van een licht naar een donker compartiment te zwemmen. Ieder dier kreeg 20 trials op 1 dag. Na beëindiging van de twintigste trial werden de dieren verdeeld in 12 groepen. Acht groepen kregen na een verschillend interval een ECS (intervaltijden: 1 min., 30 min., 60 min., 90 min., 120 min., 240 min. en 360 min.). Een groep kreeg een subconvulsieve elektrische schok 1 min. na trial 20. Bij twee groepen werd onmiddellijk na trial 20 de lichaamstemperatuur verlaagd tot

9° C gedurende 120 min. Een van deze groepen kreeg na afloop hiervan een ECS, de andere niet. Een groep, tenslotte, fungeerde als controle. Drie dagen na het leren van het probleem kregen alle dieren 10 retentie-trials.

Een significante afname in avoidance reacties werd gevonden bij die groepen, waarbij de intervaltijd korter was dan 120 min. Bij de subconsulsiieve groep werd geen afname gevonden. De groep, die na onderkoeling een ECS ontving, vertoonde een significante afname; de andere onderkoelde groep niet.

Bij het tweede onderzoek werd eenzelfde procedure gevolgd als bij het eerste. Alleen ontvingen de dieren hier een intracraniale injectie van 90 µg puromycine, een variabel interval na afloop van trial 20. De intervaltijden waren gelijk aan die van het eerste experiment, alleen de 240 min. groep werd weggelaten. Een significante afname in avoidance reacties werd gevonden bij die groepen, waarbij puromycine werd toegediend na 1 min. en na 30 min. "We propose that the ECS and puromycin treatments impaired performance in the retention trials by interfering with the formation of memory following the 20 learning trials" (p. 165).

Volgens Darken (1964) veroorzaakt puromycine een specifieke en reversibele inhibitie van proteïne synthese in levende systemen. Lage concentraties van puromycine blokkeren selectief de vorming van nieuw proteïne, hogere concentraties blokkeren de synthese van DNA en RNA.

Gerard (1963) vermeldt een experiment van Rothschild, waarin het effect van U-9189 op retentie werd onderzocht. Ratten werden geplaatst in een verticale cylinder; zij kregen een pijnlijke schok, wanneer ze omhoog sprongen. Dieren die U-9189 toegediend kregen alvorens het probleem te leren, sprongen de volgende dag, toen ze weer in de cylinder werden geplaatst, niet of vertoonden een langere latentietijd alvorens te springen dan controledieren.

De wijze, waarop de fixatie van het geheugenspoor door of in RNA plaatsvindt, is het onderwerp geweest voor een aantal theorieën, dat niet veel geringer is dan het aantal onderzoekingen, dat met betrekking tot deze materie werd verricht. In een kritische bespreking van deze theorieën en de onderzoekingen waarop zij zijn gebaseerd, komt Gaito (1963) tot de volgende conclusie: "There is no *conclusive direct evidence* to indicate that either of the nucleic acids is the memory molecule. Such suggestions have been of an inference nature. However, in that DNA provides a genetic code via the linear sequence of bases, it is plausible to expect that DNA or RNA provides an experiential code in the same way. The results on sensory stimulation and memory are consistent with this expectation for RNA but do not directly show the involvement of the nucleic acids in memory events" (p. 478). Tot eenzelfde conclusie komen Dingman en Sporn (1964).

Voor een recent overzicht van de diverse theorieën die betrekking hebben op de relatie tussen RNA en DNA enerzijds en de fixatie van het geheugenspoor anderzijds, moge verwezen worden naar de kritische bespreking van Gaito en Zavala (1964).

§ 5. *Onderzoekingen met betrekking tot verschillen in doolhofdocibiliteit tussen S1 en S3 ratten, uitgaande van de perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen*

5.1 Het effect van ECS

De door Krech, Rosenzweig en Bennett gevonden verschillen tussen S1's en S3's in de concentratie van ACh en de mate van AChE activiteit brachten een aantal onderzoekers er toe zich af te vragen of de hypothese, dat beide stammen verschillen in adaptief vermogen en leercapaciteit, niet nader kon worden gespecificeerd en wel in termen van de perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen. Gedacht werd aan

de mogelijkheid, dat beide stammen verschillen kunnen in de snelheid, waarmee de consolidering van geheugensporen plaatsvindt. Als de fixatietijd bij S3's langer duurt dan bij S1's, dan zou dat o.a. moeten betekenen, dat het interval binnen welke toediening van een ECS een effect sorteert op de mate van retentie, bij S3's groter is dan bij S1's.

Een onderzoek naar de juistheid van deze suggestie werd gedaan door Thomson et al. (1961). 65 S1's en 75 S3's kregen gedurende een achttal dagen een trial per dag in een Lashley III doolhof. Als motivator diende voedsel. Een variabel tijdsinterval na iedere trial (45 sec., 75 sec., 105 sec., 315 sec., 30 min. en 2 uur) werd aan de diverse groepen een ECS toegediend. Een groep fungeerde als controle. Terwijl beide stammen niet verschilden in het gemiddeld aantal fouten wanneer geen ECS werd toegediend, bleken de S3's bij alle intervaltijden tot en met 30 min. significant meer fouten te maken dan de S1's. Bij de intervaltijd van 2 uur maakten de S3's daarentegen minder fouten dan de S1's.

Deze laatste bevinding pleit tegen de opvatting, dat de verschillen tussen beide stammen veroorzaakt worden door het feit, dat ECS aanleiding geeft tot "brain damage" bij S3's. Een verklaring van de resultaten in termen van verschillen in ECS drempel tussen beide stammen lijkt in het licht van de al eerder vermelde onderzoeken (Woolley et al., 1961, 1963), waarin bleek dat S1's een lagere drempel vertoonden dan S3's, niet aannemelijk.

Op basis van hun resultaten formuleerden de onderzoekers de hypothese "that the strain differences in ECS effects were due to strain differences in post-trial consolidation and that the differences in consolidation rate might be mediated by strain differences in level of acetylcholine and cholinesterase activity" (p. 73).

Een bezwaar met betrekking tot dit onderzoek is, dat door de herhaalde aanbieding van een ECS na iedere trial het tot ontwikkeling komen van aversieve reacties ten aanzien van de "goalbox" niet uitgesloten lijkt. De mogelijkheid bestaat, dat de geobserveerde verschillen tussen beide stammen het resultaat zijn van een verschil in de mate waarin deze aversieve reacties gevormd worden. Wanneer deze suggestie juist is, zou dat betekenen, dat de S3's superieur zijn aan de S1's in het aanleren van een avoidance reactie of in de retentie daarvan.

5.2 Het effect van pre-trial injecties van psychofarmaca

Uitgaande van de veronderstelling, dat verschillen in de snelheid van consolidatie het gevolg zijn van verschillen in ACh concentratie en AChE activiteit, deden McGaugh en Thomson (1962) een onderzoek naar het effect van strychninesulfaat op het leren van een simultaan discriminatieprobleem, waarbij als stimuli fungeerden horizontale en verticale zwarte lijnen op een wit veld. Vermijding van een elektrische schok gold als motivatie. Bij het onderzoek werden 8 S1 en 8 S3 ratten gebruikt. Elk dier kreeg alle trials, nodig om een criterium te bereiken van 9 correcte trials in 10 trials, op een en dezelfde dag. Het intertrial interval bedroeg 30 sec. 4 Dieren van ieder van beide stammen kregen een intraperitoneale injectie van 0.33 mg/kg strychninesulfaat 6 min. voor de aanvang van de eerste trial. De andere dieren kregen saline-injecties.

Uit de resultaten blijkt dat de dieren, die het farmacon kregen toegediend significant minder trials nodig hadden om het criterium te bereiken dan de controledieren en ook significant minder fouten maakten. Geen significante verschillen werden gevonden tussen S1's en S3's in de experimentele en in de controle condities.

Petrinovich (1963) deed een soortgelijk onderzoek met betrekking tot het leren van een successief discriminatieprobleem. 28 S1's en 29 S3's werden verdeeld in drie groepen. De eerste groep ontving 10 min. voor de aanvang der trials een injectie van 1 mg/kg

strychninesulfaat, de tweede groep kreeg op dezelfde tijd een saline-injectie, de derde groep fungeerde als controle. Alle dieren kregen 10 trials per dag met een intertrial interval van 20 sec. Bij iedere trial dienden de ratten 6 successieve discriminaties te maken. Het leercriterium was 16 correcte responses in 3 opeenvolgende trials.

Geanalyseerd werden het aantal trials, dat nodig was om het criterium te halen, het aantal initiële fouten en het totale aantal fouten. Beide eerste variabelen bleken zeer hoog te correleren ($r = +.966$). Uit de resultaten blijkt verder, dat de experimentele groepen significant minder trials nodig hadden om het gestelde criterium te bereiken dan de controledieren. Met betrekking tot het totale aantal fouten werden tussen de groepen geen significante verschillen gevonden. Het aantal repetitieve fouten lag bij de experimentele groepen significant hoger dan bij de controledieren. Dit wijst er volgens Petrinovich op dat strychnine in de gebruikte dosis leidt tot een verhoogde stereotypie in het gedrag. Beide stammen verschilden niet significant in het aantal trials en fouten, alhoewel de S1's ietwat betere prestaties leverden dan de S3's. Een stam-specifiek effect van strychnine werd niet gevonden.

Uit een vergelijking van de hoeveelheid voedsel, die de dieren tot zich namen na 24 uur deprivatie, blijkt dat de met strychninesulfaat ingespoten groep significant minder at dan de twee andere groepen. Dit impliceert, dat de betere prestaties van de experimentele groep niet het gevolg zijn van een verhoogde motivatie onder invloed van het farmacon.

Petrinovich ging verder na of de drie groepen verschilden in de mate van emotionaliteit. Met betrekking tot de mate van defecatie werden geen verschillen gevonden. Wel bleken significante verschillen te bestaan tussen de experimentele groep en de controle-groep in de initiële tijd (de tijd tussen het opengaan van de guillotinedeuren en het verlaten van het startcompartiment) en de looptijd (de tijd tussen het verlaten van het startcompartiment en het binnengaan in de "goal box"). Met betrekking tot beide variabelen manifesteerden de controlegroepen lagere waarden dan de experimentele groep. Ondanks het feit, dat deze laatste groep meer timide was dan de controle-groepen, bleek hij toch betere prestaties te leveren dan de controlegroepen. Een verklaring van het effect van strychninesulfaat op het leergedrag in termen van motivatie, emotionaliteit of timiditeit lijkt derhalve niet juist.

"The results of this study indicate that strychnine facilitates adaptive behavior. The results can be considered in light of the consolidation theory of memory (Hebb 1949, Müller and Pilzecker 1900), which would interpret them to mean that the heightened neural excitability produced by strychnine produces greater perseverative activity in the association cells of the central nervous system. This enhancement of perseveration would then be expected to enhance the consolidation of the neurological modifications underlying learning" (p. 112).

Een verbetering in de prestaties als gevolg van pre-trial injecties van strychnine werd ook gevonden door Kelemen en Bovet (1961) bij het leren van ontsnap- en avoidance-reacties.

Naast strychninesulfaat blijkt ook 5-7 diphenyl-1-3-diazadamantan-6-01 (1757 I.S.)² een positief effect te hebben op de leerprestaties. Longo, Silvestrini en Bovet (1959) konden aantonen, dat beide stoffen gelijksoortige effecten hebben op de elektrische activiteit in het centrale zenuwstelsel.

McGaugh, Westbrook en Burt (1961) gaven 14 S1's, 26 S3's en 23 F1 ratten van een kruising tussen S1's en S3's 15 trials in een Lashley III doolhof. Twee trials werden gegeven op de eerste dag, drie op de volgende en vijf op de derde en de vierde dag. Het

² In het later te vermelden onderzoek van Westbrook en McGaugh (1964) wordt dit farmacon genoemd: 1-5-diphenyl-3-7-diazadamantan-9-01. (1757 I.S.)

intertrial interval bedroeg 30 sec. Ieder van de drie groepen werd ingedeeld in twee subgroepen. Van deze subgroepen kreeg een groep 10 min. voor het begin van de dagelijkse trials een intraperitoneale injectie van 1.0 mg/kg 1757 I.S., de andere een controle-injectie.

Uit de resultaten blijkt, dat de experimentele subgroepen van de S3's en F1's significant minder fouten maakten dan de controlegroepen van deze twee groepen. Tussen beide subgroepen van S1's werden geen significante verschillen gevonden. Eveneens werden geen significante verschillen gevonden tussen de drie experimentele subgroepen. "This finding suggests that 1757 I.S., by facilitating CNS activity, increases the amount of intertrial neural reverberation in the S3 en F1 Ss. The effect of this is to equalize the amount of consolidation occurring on each trial and thus to eliminate the strain differences in learning" (p. 504).

5.3 Het effect van post-trial injecties van psychofarmaca

Een bezwaar tegen de procedure van pre-trial injecties is, dat de mogelijkheid niet kan worden uitgesloten, dat de farmaca niet zozeer een effect hebben op het leren als wel op bepaalde componenten van het gedrag, die voor het juist uitvoeren van een bepaalde taak van essentieel belang zijn. Dit bezwaar kan worden opgeheven door naast een pre-trial procedure ook een post-trial procedure te gebruiken. Als strychninesulfaat en 1757 I.S. een effect ten gunste hebben op het perseveratie-consolidatieproces, dan mag men verwachten dat toediening van deze stoffen na de dagelijkse trials eveneens tot gevolg zal hebben, dat een geringer aantal fouten gemaakt wordt bij het leren van het probleem.

Een onderzoek naar het effect van strychninesulfaat op de leerprestaties met behulp van de post-trial procedure werd gedaan door McGaugh et al. (1962). Gedurende acht dagen kregen 60 S1's en 60 S3's een trial per dag in de Lashley III doolhof. Een groep van S1's en S3's ontving een intraperitoneale injectie van 1.0 mg/kg strychninesulfaat 6 min. voor iedere trial. Vier andere groepen werden geïnjecteerd met eenzelfde dosis resp. 1 min., 15 min., 30 min. en 90 min. na iedere dagelijkse trial. Bepaald werd het aantal fouten dat vanaf de tweede tot en met de achtste trial gemaakt werd.

De dieren, die na 1 min. en na 15 min. hun dagelijkse injectie kregen, maakten significant minder fouten dan de dieren met een trial-injectie interval van 30 min. en 90 min. Het gemiddeld aantal fouten van de groep, die 6 min. voor iedere trial een injectie kreeg, was significant lager dan dat van de 30 min. groep. Dezelfde groep maakte ook minder fouten dan de 90 min. groep, echter niet significant minder. Een significant verschil tussen S1's en S3's bleek aanwezig bij de groep, die 30 min. na iedere trial de injectie ontving. De S1's van deze groep maakten minder fouten dan de S3's. Bij alle andere groepen konden geen significante verschillen tussen S1's en S3's worden aangetoond. Het aantal fouten, gemaakt door de 90 min. groep, bleek nagenoeg gelijk aan dat van controlegroepen bij soortgelijke onderzoeken (McGaugh, Jennings en Thomson, 1962; McGaugh, Westbrook en Thomson, 1962).

De resultaten van dit onderzoek tonen volgens de auteurs aan, dat het leren van een doolhof gefaciliteerd kan worden door toediening van strychninesulfaat na iedere dagelijkse trial, mits het interval tussen de trial en de injectie minder dan 30 min. is. De verschillen tussen S1's en S3's bij de 30 min. groep vormen volgens hen een indicatie voor een grotere stabiliteit van de post-trial perseveratieve processen bij S1's dan bij S3's.

Wat zij met deze "stabiliteit" bedoelen, maken zij nergens duidelijk. Dat is des te meer te betreuren omdat de verschillen tussen beide stammen in deze groep niet congruent zijn met de hypothese dat de consolidatieperiode bij S3's langer duurde dan bij

S1's. Uit het eerder besproken onderzoek van Thomson et al. (1961) blijkt, dat S3's meer fouten maakten dan S1's wanneer een ECS werd toegediend 30 min. na iedere dagelijkse trial. Dit zou er op kunnen wijzen, dat de consolidatie op dat tijdstip bij S3's minder ver gevorderd is dan bij S1's.

Uit de gegevens van het zojuist besproken onderzoek blijkt, dat de S1's minder fouten maken bij een trial-injectie interval van 30 min. dan van 90 min., de S3's echter meer. Als strychninesulfaat een effect heeft op het leren in die zin, dat het perseveratie-consolidatieproces wordt versneld, dan zou het aantal fouten van de S3's in de 30 min. groep lager moeten liggen dan dat van de S3's in de 90 min. groep, omdat blijkens de resultaten van Thomson et al. op dat moment de consolidatie bij hen nog niet was voltooid. Men zou zelfs mogen verwachten, dat het gemiddeld aantal fouten van beide stammen in de 30 min. groep ongeveer gelijk zou zijn, tenzij men aanneemt, dat een interfererende sensorische stimulatie in de periode tussen de trial en de injectie bij de S3's als gevolg van hun lagere consolidatiesnelheid een groter effect ten ongunste van de leerprestaties zou sorteren dan bij de S1's.

Deze verklaring wordt echter door de onderzoekers – zij het indirect – van de hand gewezen en wel in hun verwerping van de interpretatie, door Thiessen et al. (1962) gegeven, met betrekking tot de effecten van strychninesulfaat op de leerprestaties. Volgens Thiessen et al. faciliteert strychnine het leren door de locomotorische activiteit van het dier te verlagen en zodoende de mate van mogelijkerwijze interfererende stimulatie te reduceren. McGaugh en al. stellen hiertegenover, dat met behulp van deze hypothese niet verklaard kan worden het feit, dat strychnine het leren ook faciliteert, (1) wanneer het wordt toegediend na de trials (2) wanneer de trials zeer snel na elkaar gegeven worden, zoals werd aangetoond door Petrinovich (1963) (3) wanneer het dier in de intertrial periode wordt opgesloten in een kleine donkere ruimte, zoals werd gevonden door McGaugh en Thomson (1962).

Wanneer men niet per se de mogelijkheid wil uitsluiten, dat locomotorische activiteit ook na de trials aanleiding geven kan tot interfererende stimulatie, die het perseveratie-consolidatieproces verstoort, lijken de eerste twee argumenten van McGaugh et al. weinig steekhoudend. Wat hun derde argument betreft: de afmetingen van de kleine donkere ruimte in McGaugh en Thomson's experiment bedroegen 35,6 cm (lengte), 15,5 cm (breedte) en 23,9 cm (hoogte). In een compartiment van dergelijke afmetingen is een rat zeer wel in staat tot het maken van talrijke bewegingen.

Een onderzoek naar het effect van post-trial injecties van 1757 I.S. op de leerprestaties werd gedaan door McGaugh, Westbrook en Thomson (1962). 11 S1's en 23 S3's kregen iedere dag een trial in een Lashley III doolhof, totdat zij een criterium van drie foutloze trials binnen vier trials hadden bereikt. 6 S1's en 11 S3's kregen 1 min. na afloop van iedere trial een intraperitoneale injectie van 1 mg/kg 1757 I.S.; de andere dieren kregen op hetzelfde tijdstip een controle injectie. Nadat de dieren het criterium bereikt hadden, werden ze gedurende 26 dagen gesteld op een ad lib. voedsel-schema. Vervolgens werden ze weer 4 dagen op een voedseldeprivatieschema gesteld. De dertigste dag na het bereiken van het leercriterium kregen alle ratten een retentietrial in dezelfde doolhof.

Een variantie-analyse op het aantal trials, nodig om het criterium te bereiken en het aantal fouten gaf als resultaat een significant farmacon effect en een significante stam \times farmacon interactie. De met 1757 I.S. behandelde dieren hadden significant minder trials nodig en maakten significant minder fouten dan de controledieren. Het effect van het farmacon was bij de S1's veel groter dan bij de S3's. Tussen de controledieren van beide stammen werden geen significante verschillen gevonden. Het aantal fouten, gemaakt bij de retentietrial, lag bij de experimentele S3's significant lager dan bij de controle S3's. Bij de S1's werden met betrekking tot deze variabele geen significante

verschillen tussen beide groepen gevonden.

"The significant drug by strain interaction revealed by the analyses of variance of trials and errors to criterion suggests that 1757 I.S. has a greater facilitative effect on S1Ss" (p. 711). "If it is assumed that 1757 I.S. increases the duration as well as the rate of the consolidation process, then the present finding of greater facilitation of S1Ss might be due to strain differences in the effect of 1757 I.S. on the overall *amount* of consolidation (rate and duration) occurring in the period following each daily learning trial" (p. 712).

De resultaten van het onderzoek doen aan de juistheid van de hypothese twijfelen. In het licht van de hypothese is het wel begrijpelijk waarom de S1's beter leren dan de S3's, echter niet, waarom bij de retentietest de experimentele S3's minder fouten maakten dan de controle S3's, terwijl tussen beide groepen bij de S1's geen verschil kon worden gevonden. Als 1757 I.S. de hoeveelheid consolidatie meer verhoogde bij S1's dan bij S3's, dan zou men immers mogen verwachten, dat het verschil tussen de experimentele en de controlegroepen met betrekking tot het aantal fouten, gemaakt gedurende de retentietest, bij S1's groter zou moeten zijn dan bij S3's, tenzij men aanneemt, dat de vergeet-curve bij S1's een grotere daling vertoont over de periode van 30 dagen dan bij S3's. Het feit echter dat tussen de controlegroepen van de S1's en de S3's geen significant verschil bestaat in het aantal fouten bij het leren van het probleem noch in het aantal fouten bij de retentietest gemaakt, maakt deze assumptie wel zeer onwaarschijnlijk.

Breen en McGaugh (1961) onderzochten de effecten van picrotoxine, een stof, die hoogstwaarschijnlijk volgens hen een stimulerend effect heeft op de activiteit van het cerebrum, op het leren van een uit 14 T-vormige eenheden bestaande doolhof. 42 S1's en 42 S3's kregen gedurende zeven dagen een trial per dag in deze doolhof. Twee groepen, van beide stammen een, kregen 30 sec. na beëindiging van iedere trial een intraperitoneale injectie van 0.75 mg/kg picrotoxine, twee andere groepen kregen op hetzelfde tijdstip een injectie van 1.0 mg/kg van hetzelfde farmacon; terwijl bij de derde groep van iedere stam 1.25 mg/kg werd toegediend. Een S1 groep en een S3 groep kreeg saline-injecties.

Uit een variantie-analyse, uitgevoerd op het aantal gemaakte fouten blijkt een significant effect met betrekking tot de dosering van het farmacon, een significant stam-effect, maar geen significante farmacon \times stam interactie. Bij beide stammen bleek de lage dosis (0.75 mg/kg) geen significante facilitatie van het leren op te leveren; de medium dosis had bij de S3's wel een significant geringer aantal fouten tot gevolg in vergelijking met de controlegroep; bij de S1's echter niet. De grote dosis (1.25 mg/kg) leverde bij beide stammen een significante facilitatie op. Binnen iedere farmacongroep bleken de S3's significant minder fouten te maken dan de S1's. Tussen beide controlegroepen werd geen significant verschil gevonden. "The results of this study indicate that: a) maze learning is facilitated by post-trial injections of picrotoxin; b) with the doses used, the larger the dose, the greater the facilitation; and c) the amount of facilitation found with each of the doses differed in the two strains of Ss used" (p. 500). Op basis van Rosenzweig, Krech en Bennett's bevinding, dat S1's een hogere ACh/ChE ratio hebben dan S3's en uitgaande van hun suggestie, dat een hogere ACh/ChE ratio, binnen bepaalde grenzen, leidt tot een beter leren, formuleerden Stratton en Petrinovich (1963) de hypothese, dat toediening van physostigmine- en anti-ChE farmacon – een facilitering van het leren tot gevolg heeft, dat verder de optimale dosis met betrekking hiertoe, lager ligt bij S1's dan bij S3's en dat tenslotte de dosis, waarbij het leren van de S1's verslechtert ten gevolge van een overschrijding van het optimale neurale excitabiliteitsniveau geringer is dan bij S3's.

Zij toetsten hun hypothese op 50 S1's en 36 S3's, die alle een trial per dag kregen in een

Lashley III doolhof, totdat een criterium van vier foutloze trials binnen vijf trials werd behaald. Post-trial injecties van physostigmine salicylaat werden 30 sec. na iedere trial toegediend in doseringen van 0.25, 0.50, 0.625 of 0.75 mg/kg bij de S1's en 0.25, 0.50, 0.625, 0.75 of 1.00 mg/kg bij de S3's. Een S1 en een S3 groep kreeg saline-injecties.

Uit de resultaten blijkt, dat de laagste dosering geen effect had op het leren van beide stammen. Naarmate de dosering toenam werd een grotere facilitatie van het leren gevonden. De optimale dosis voor S3's bleek groter te zijn dan voor S1's (voor S1's 0.50 mg/kg; voor S3's 0.75 mg/kg). De hoogste doseringen bij beide stammen resulteerden in een verslechtering van het leren. Bij de optimale dosis bleken tussen S1's en S3's geen significante verschillen in leerprestaties aanwezig. "This experiment supports the perseveration-consolidation theory of memory. It also provides evidence that learning efficiency is related to the acetylcholine-cholinesterase ratio in the rat brain" (p. 53).

5.4 Het effect van psychofarmaca op het latente leren

Een probleem bij de post-trial injectie procedure is, dat de mogelijkheid niet kan worden uitgesloten, dat de injectie van het farmacon het karakter van een beloning heeft. Indien dit zo zou zijn, zou het betere leren van dieren, die met een farmacon ingespoten zijn, het gevolg kunnen zijn van een verhoogde motivatie om zo snel mogelijk in de goalbox te komen niet alleen omdat daar voedsel of water aanwezig is, maar ook omdat daarmee het tijdstip, waarop de injectie wordt toegediend, wordt bespoedigd. Het bestaan van een dergelijke motivatie kan men op het spoor komen door het voedsel- of watergedepriiveerde dier in een doolhof te plaatsen, waarin geen voedsel of water in de goalbox aanwezig is. Wanneer post-trial injecties van een farmacon het karakter van een beloning dragen, moet men verwachten, dat het dier het doolhofprobleem zal leren.

Een onderzoek met behulp van deze procedure werd gedaan door Westbrook en McGaugh (1964). 48 S1's en 48 S3's, ieder verdeeld in vier groepen, kregen gedurende tien dagen een trial per dag in een doolhof, bestaande uit 6 U-vormige eenheden. Twee S1 en twee S3 groepen (A) vonden bij iedere trial voedsel in de goalbox. De twee andere groepen (B) van beide stammen ontvingen gedurende de eerste vier trials geen beloning in de vorm van eten, bij de vijfde trial en de daaropvolgende echter wel. Alle dieren kregen onmiddellijk na iedere trial een intraperitoneale injectie. Voor de dieren van een A-groep en van een B-groep van S1's en S3's bestond deze injectie gedurende de eerste vijf trials in 1 mg/kg 1757 I.S.; bij de volgende vijf trials kregen zij saline-injecties. De rest van de dieren kreeg na iedere trial een saline-injectie.

De volgende resultaten werden verkregen:

1 De dieren, die bij alle 10 trials voedsel vonden in de goalbox en gedurende de eerste vijf trials een injectie kregen van 1757 I.S., maakten significant minder fouten dan de dieren die bij alle 10 trials een voedselbeloning kregen en aan wie geen injectie van 1757 I.S. werd toegediend. Significante stamverschillen en farmacon \times stam interactie werden bij deze dieren niet gevonden.

2 Bij de B-groepen bleek het aantal fouten, gemaakt in de eerste vijf trials door de groep die 1757 I.S. ontving, nagenoeg gelijk aan het aantal fouten, gedurende dezelfde trials gemaakt door de met saline ingespoten groep. In de loop van deze vijf trials werd bij beide groepen geen afname in het aantal fouten geconstateerd.

3 Het gemiddeld aantal fouten gedurende de laatste vijf trials gemaakt, was nagenoeg gelijk bij de twee groepen, die bij de eerste vijf trials 1757 I.S. toegediend kregen en identiek bij de twee saline-groepen.

4 De groep, die gedurende de eerste vijf trials geen beloning ontving, maar wel een injectie van 1757 I.S. kreeg toegediend, maakte gedurende de laatste vijf trials significant minder fouten dan de groep, die geen beloning kreeg gedurende de eerste vijf trials en aan wie saline-injecties gegeven werden.

Uit de eerste twee resultaten blijkt dat 1757 I.S. het leren faciliteert en dat toediening van 1757 I.S. niet het karakter van een beloning draagt. Het derde resultaat impliceert dat de dieren, die aanvankelijk geen beloning kregen, toch zoveel leerden met betrekking tot de kenmerken van de doolhof, dat zij bij introductie van beloning in staat waren dezelfde prestaties te leveren als de dieren, die vanaf het begin een beloning ontvingen. Een dergelijk leren zonder aanwezigheid van beloning wordt latent leren ("latent learning") genoemd. Uit het vierde resultaat blijkt tenslotte, dat 1757 I.S. ook het latente leren faciliteert.

"The findings of this study, as well as those of other recent studies using other CNS stimulants are most consistent with the hypothesis that post-trial injections of CNS stimulants improve learning by facilitating memory storage. Since facilitation has been found with a variety of tasks and drugs it seems likely that the facilitation is due to a common excitatory effect of the agents on the CNS. An understanding of the process or processes underlying drug facilitation of learning will require additional knowledge of the common CNS effects of the effective compounds" (p. 445).

5.5 Commentaar

Het lijkt van belang de zojuist besproken onderzoeken vanuit verschillende gezichtspunten te benaderen. Een eerste aspect dat de aandacht verdient, heeft betrekking op het leergedrag van de controle S1's en S3's in de diverse leersituaties. Bij de procedure, waarbij in een beperkt aantal dagen een trial per dag werd gegeven in de Lashley III doolhof, blijkt in het onderzoek van Thomson et al. (1961) geen verschil in leerprestaties te bestaan tussen S1's en S3's. Bij dezelfde procedure, waarbij een leercriterium werd ingesteld, verschilden S1's en S3's niet van elkaar in McGaugh, Westbrook en Thomson's (1962) experiment, waarbij als criterium gold drie foutloze trials binnen vier opeenvolgende trials; in het onderzoek echter van Stratton en Petrinovich (1963), waarbij het criterium was vier foutloze trials binnen vijf opeenvolgende trials, blijken de S1's significant beter dan de S3's.

Ook in het onderzoek van McGaugh, Westbrook en Burt (1961) waarbij de dieren in vier opeenvolgende dagen achtereenvolgens 2, 3, 5 en 5 trials per dag kregen in de Lashley III doolhof, leveren de S1's significant betere leerprestaties dan de S3's. Zowel in een simultaan discriminatieprobleem met alle trials op een dag (McGaugh en Thomson, 1962) als in een successief discriminatieprobleem met tien trials per dag (Petrinovich 1963) bestaan er geen significante verschillen in leerprestaties tussen S1's en S3's.

Evenmin werden significante verschillen gevonden tussen beide stammen in een doolhof, bestaande uit 14 T-vormige eenheden (Breen en McGaugh, 1961) waarin een trial per dag werd gegeven gedurende zeven dagen en in een doolhof, bestaande uit 6 U-vormige eenheden (Westbrook en McGaugh, 1964) waarin de dieren gedurende tien dagen een trial per dag kregen.

Uit deze resultaten blijkt, dat bij geen van de vijf verschillende typen van problemen de S1's per se beter zijn dan de S3's. Uit de resultaten blijkt ook, dat het aantal trials dat per dag wordt gegeven, geen effect heeft op het leergedrag van beide stammen. In de twee onderzoeken, waarin de S1's superieur waren aan de S3's in leerprestaties, werd in het éne experiment een trial per dag gegeven, in het andere twee tot vijf.

In de experimenten, waarin beide stammen niet van elkaar verschilden, liep het aantal trials per dag zeer uiteen.

Deze bevindingen zijn in tegenspraak met resultaten uit onderzoeken van Rosenzweig, Krech en Bennett (1960), Fehmi en McGaugh (1961) en McGaugh, Jennings en Thomson (1962), volgens welke S1's beter leren dan S3's, wanneer er meer dan een trial per dag wordt gegeven. Volgens verschillende onderzoekers zouden deze resultaten pleiten voor de hypothese, dat S1's en S3's van elkaar verschillen in de snelheid waarmee de consolidatie van geheugensporen plaatsvindt. "The maze-brights are superior to the maze-dulls when trials are massed, according to this hypothesis, because of a faster rate of neural consolidation between each learning trial. Distribution of practice, according to this hypothesis, eliminates strain differences in learning by allowing maximum consolidation in rats of *both* strains" (Thomson et al., 1961, p. 69). Deze hypothese, zo al juist, wordt door de resultaten van de in deze paragraaf besproken onderzoeken in ieder geval geenszins bevestigd.

Een tweede aspect, dat een nadere beschouwing waard is, vormt de facilitatie van het leren onder invloed van de diverse gebruikte farmaca. Als het effect van deze farmaca bestaat in een verhoging van de snelheid, waarmee het consolidatieproces plaatsvindt, en een daaruit resulterende verkorting van de fixatietijd, dan valt het moeilijk te begrijpen waarom deze farmaca een facilitatie-effect hebben in leersituaties, waarin slechts een trial per dag wordt gegeven. Gezien het feit, dat deze fixatieperiode in talrijke onderzoeken slechts een korte tijd in beslag nam, mag men verwachten, dat met een intertrial interval van een dag de maximum consolidatie altijd bereikt wordt, ongeacht de toediening van het farmacon.

Een interpretatie van het effect van deze farmaca in termen van een vergroting van de hoeveelheid consolidatie, zoals werd gesuggereerd door McGaugh, Westbrook en Thomson (1962), lijkt in het licht van het commentaar door ons met betrekking tot dit onderzoek gegeven, onwaarschijnlijk.

Er bestaat echter een derde mogelijkheid. Thompson (1957 c) en Thompson en Bryant (1955) toonden aan, dat visuele stimulatie, direct na het leren van een visueel discriminatieprobleem een negatief effect had op de retentie van het geleerde. Als nu – in meer algemene zin – sensorische stimulatie na een trial een verstoring van het perseveratie-consolidatieproces tot gevolg kan hebben, dan lijkt het aannemelijk te veronderstellen, dat bij een langere fixatietijd de kans op een verstoring groter wordt. Het effect van de besproken farmaca zou dan kunnen beschreven worden als een verkorten van de fixatietijd, *waardoor de kans op een verstoring van het perseveratie-consolidatieproces wordt verkleind*. Met andere woorden: het is niet de verkorting van de fixatietijd zelf, die het leren faciliteert bij de procedure van een trial per dag, maar de uit deze verkorting resulterende geringere kans tot verstoring van het fixatieproces. Een vierde alternatief is, dat de gebruikte farmaca het leren faciliteerden door stimuli te verhinderen de plaats te bereiken waar het perseveratie-consolidatieproces na het leren plaatsvond. Met andere woorden: er treedt een facilitatie van het leren op onder invloed van bepaalde farmaca, niet omdat door deze de fixatietijd wordt verkort, maar omdat de kans, dat stimuli het fixatieproces kunnen verstoren, wordt verkleind.

Voor deze interpretatie pleit de bevinding van Longo, Silvestrini en Bovet (1959), dat het effect van strychnine en 1757 I.S. het grootste is met betrekking tot de lagere delen van het centrale zenuwstelsel. Een probleem echter is, dat beide stoffen ook het leren faciliteren, wanneer ze voor iedere trial worden toegediend. Dit zou betekenen, dat beide farmaca alleen een inhiberend effect hebben op de niet-relevante stimuli, d.w.z. die stimuli, die niet verwijzen naar een beloning.

Een derde aspect, dat van belang is, is de interactie tussen de stam en het effect van het farmacon op het leren. Een significante interactie werd alleen gevonden in het onderzoek van McGaugh, Westbrook en Thomson (1962), van McGaugh, Westbrook en Burt (1961) en McGaugh et al. (1962). Bij twee van deze werd de procedure gevolgd

van een trial per dag; in McGaugh, Westbrook en Burt's (1961) experiment werden meer trials per dag gegeven. In alle andere hier besproken onderzoeken bleek een significante interactie afwezig. De juistheid van de hypothese, dat de gebruikte farmaca tot een grotere facilitatie van het leren leiden bij S1's dan bij S3's omdat de snelheid, waarmee de consolidatie plaatsvindt bij S1's groter is dan bij S3's, is in het licht van deze resultaten dan ook aan twijfel onderhevig.

Overzien we het geheel van resultaten, dan blijkt allereerst, dat er sterk getwijfeld kan worden aan de opvatting, dat S1's een grotere doolhofdocibiliteit bezitten dan S3's. In de diverse experimenten konden in de meeste gevallen geen verschillen aangetoond worden tussen S1's en S3's, zowel met betrekking tot het leren van visuele problemen als met betrekking tot het leren van ruimtelijke. De ernstige twijfel aan het bestaan van een verschil in doolhofdocibiliteit impliceert ipso facto een twijfel aan het bestaan van verschillen in de snelheid, waarmee geheugensporen worden geconsolideerd. De afwezigheid in de meeste experimenten van een $\text{stam} \times \text{farmacon}$ interactie doet deze twijfel nog sterker zijn. In die gevallen, waarin wel een significante interactie kon worden aangetoond, lijkt het niet uitgesloten dat het effect van de farmaca niet zozeer betrekking had op het verkorten van de fixatietijd, als wel op het verhinderen van (niet relevante) sensorische input.

DEEL II

HOOFDSTUK III / ANALYSE VAN HET GEDRAG VAN S1 EN S3 RATTEN IN EEN VOOR HEN NIEUWE SITUATIE

§ 1. Kennis van het gedrag van een dier in een nieuwe situatie is een belangrijke voorwaarde voor een goede evaluatie van zijn leergedrag

1.1 Problemen bij de interpretatie van gedragsobservaties

In nagenoeg alle onderzoeken, die we in de voorgaande hoofdstukken bespraken, werd de rat in een kritische situatie gebracht. Het hongerige dier moest voedsel vinden; het dorstige dier water; het pijnvol gestimuleerde dier moest de elektrische schok vermijden. In alle gevallen diende de rat zijn gedrag zo te organiseren, dat hij zijn behoefte zo efficiënt en snel mogelijk kon bevredigen.

In dit streven spelen het verwerken van informatie en het gebruik maken van eerder opgedane ervaring een grote rol. Het in een doolhof geplaatste dier, dat in de opeenvolgende pogingen zijn doel (eten, drinken) zo snel mogelijk tracht te bereiken, moet op de een of andere manier onthouden welke stimuli wel en welke niet naar het nagestreefde doel verwijzen. In de bedrevenheid, waarmee ratten dit kunnen, blijken verschillen te bestaan, die gedeeltelijk teruggaan op erfelijke factoren. Soms blijken S1's sneller te leren het gestelde doel te bereiken dan S3's. Hun gedrag blijkt onder bepaalde omstandigheden meer adaptief dan dat van S3's. De termen, waarin het gedrag wordt beschreven, zijn die van pogingen en fouten, van "drive" en "drive-reduction", van "reinforcement" en beloning.

Aan een benadering in deze termen zijn echter bezwaren verbonden. Zij worden gehanteerd vanuit de betekenis die de onderzoeker er aan geeft. Een fout is een fout in de ogen van de experimentator; het gestelde probleem waarvoor het dier, door zijn behoefte gedreven, een oplossing moet zoeken, is een probleem, dat de onderzoeker heeft geïntroduceerd. Een beloning is wat de observator als beloning beschouwt.

Maar wordt wat in de ogen van de onderzoeker een fout is ook als fout beschouwd door het dier? Wordt het dier inderdaad in de doolhof alleen gedreven door de behoefte, die werd geïntroduceerd? Bestaat de beloning alleen in de door de onderzoeker toegekende? Veronderstelt men, dat een rat in een doolhof naast de door de onderzoeker gecreëerde behoefte ook door andere behoeften gedreven wordt, dan zou dat kunnen betekenen, dat wat door de onderzoeker als een fout wordt beschouwd, door het dier als een beloning kan worden ervaren.

Met andere woorden de hierboven beschreven benadering is in hoge mate 'experimentator-centered', hetgeen de mogelijkheid tot een grote eenzijdigheid inhoudt. Het is de onderzoeker die het criterium vaststelt. Hij kan enkel constateren met welke snelheid ieder dier dit criterium bereikt. Waarom het ene dier dit sneller doet dan een ander blijft een open vraag. Toch is deze vraag van essentieel belang als men inzicht wil verkrijgen in de relatie tussen gedrag en somatische variabelen. Het probleem is nl. wat het precies is dat met deze somatische variabelen correleert.

Een voorbeeld moge dit verhelderen. Als er verschillen bestaan tussen twee stammen

van ratten in de mate van activiteit van een bepaald enzym en de snelheid, waarmee een bepaalde doolhof wordt geleerd, dan bestaat de mogelijkheid, dat die relatie berust op het feit, dat ten gevolge van een grotere activiteit van het enzym "memory traces" sneller of in groter aantal gevormd worden. Het is echter ook denkbaar dat het gedrag van de ene stam naast de door de onderzoeker gecreëerde behoefte X in sterkere mate beheerst wordt door behoefte Y dan dat van de andere stam, en dat stilling van deze tweede behoefte aanleiding geeft tot een gedrag, dat de experimentator als fout beschouwt. In het ene geval hangt de somatische variabele in feite samen met zoiets als geheugen, in het tweede geval met de sterkte van behoefte Y.

Laat ons het interpretatieve moment van de experimentator eens tussen haakjes zetten. Noch foutief handelen van het dier noch het beheerst worden door "drives" zijn direct observeerbare feiten. Wat vast staat is, dat het hongerige dier in een bepaalde situatie b.v. een doolhof, nu en dan een gangetje binnengaat, dat niet naar eten leidt. Dit binnengaan van niet-naar-eten-leidende gangen blijkt bij de ene stam van ratten frequenter voor te komen dan bij de andere, en wel zo dat er een negatieve correlatie bestaat met acetylcholine esterase. Alleen als men hiervan uitgaat ontkomt men aan het gevaar interpretaties te correleren met somatische variabelen.

Dit betekent niet, dat men geen inferenties mag maken met betrekking tot het direct waarneembare gedrag. Door echter een strikte scheiding aan te brengen tussen beide houdt men de mogelijkheid open tot een multidimensionele interpretatie van het gedrag, die op haar beurt aanleiding geeft tot het formuleren van alternatieve hypothesen. Deze dienen dan weer betrekking te hebben op direct observeerbaar gedrag. Wat Krech, Rosenzweig en Bennett (1960) in hun onderzoekingen in feite aantoonde, was, dat er een samenhang bestaat tussen de ACh-AChE balans en het binnentreden in gangen, die niet leiden tot bevrediging van een door de experimentator gecreëerde behoefte. De mogelijkheid bestaat, dat dit binnentreden te wijten is aan het feit, dat het dier de naar het eten leidende gang vergeten was. Het is ook denkbaar, dat iets anders het dier er toe drijft de "verkeerde" gang binnen te gaan, b.v. de exploratiedrang. In het geval van de S1's en S3's zou dit kunnen betekenen, dat S3's een grotere of langer volgehouden exploratieneging bezitten dan S1's.

Op basis van de door Krech, Rosenzweig en Bennett geobserveerde verschillen tussen beide stammen kunnen inferenties gemaakt worden in verschillende richtingen. Om uitsluitend te krijgen met betrekking tot de juistheid van deze inferenties is het noodzakelijk informatie te verkrijgen over een zo breed mogelijk spectrum van het gedrag van S1's en S3's. Dit impliceert, dat men zich niet dient te beperken tot de bestudering van het gedrag, dat er op gericht is een door de experimentator gecreëerde behoefte te bevredigen, maar ook van het gedrag, dat het dier vertoont, wanneer een dergelijke behoefte niet is geïnduceerd. Dit laatste neemt in het leven van het dier een veel grotere plaats in dan het eerste. Het is geen gewaagd vermoeden, dat het gedrag, dat een dier in zijn gewone doen vertoont, zijn gedrag in een doolhof mede bepaalt. Een analyse van het leergedrag kan dit verduidelijken.

Wanneer een dier honger heeft, zal het trachten voedsel te bemachtigen en om dit te bereiken zal het een aantal gedragsvormen gaan genereren. Sommige gedragsvormen leiden tot het verkrijgen van voedsel, andere niet. Wil het dier in het vervolg sneller zijn doel bereiken, dan zullen alle gedragsvormen, die niet naar het doel leiden, achterwege moeten blijven ten gunste van succesvolle gedragsvormen. Bovendien zullen alle gedragsvormen, die tot succes leiden, georganiseerd moeten worden in dier voege, dat ze in de juiste volgorde optreden. Het dier dient dus zijn gedragsvormen te selecteren en te organiseren in functie van het gestelde doel.

Wil een dier een probleem leren, dan dienen in ieder geval drie voorwaarden vervuld te zijn. In de eerste plaats moet het geheel van gedragsvormen, dat nodig is om het doel te bereiken, horen tot het gedragsrepertoire van het dier; in de tweede plaats moet het dier in staat zijn tot selectie van de juiste gedragsvormen uit zijn gedragsrepertoire; tenslotte moet een gedragsorganisatie kunnen intreden. Alleen dan zullen de vereiste S-R connecties kunnen worden gevormd.

1.2 Het begrip "gedragsrepertoire"

Onder het gedragsrepertoire van een dier verstaan we het geheel van direct observeerbare gedragsvormen. Bij de rat zijn dat b.v. snuffelen, lopen, zich krabben, eten, drinken, liggen, roerloos zitten of staan ("freezen"), enz. Het is duidelijk dat voor het leren van b.v. een doolhofprobleem sommige van deze gedragsvormen noodzakelijk zijn (snuffelen, lopen), andere niet (zich krabben, liggen, "freezen"). De vraag is nu, of aan al deze gedragsvormen bij het dier een even grote waarschijnlijkheid van optreden toekomt. Deze vraag is daarom belangrijk, omdat men mag verwachten, dat bij een dier, dat een voor het leren noodzakelijke gedragsvorm zelden vertoont, het leren zeker in de beginfase traag zal verlopen. Met andere woorden: verschillen tussen dieren in de snelheid waarmee een probleem wordt geleerd zouden wel eens ten dele kunnen afhangen van verschillen in de waarschijnlijkheden van optreden van de gedragsvormen, die voor het leren noodzakelijk zijn.

De verschillen in de waarschijnlijkheid van optreden der diverse gedragsvormen zullen voor een groot deel bepaald worden door de omgeving van het ogenblik. In een omgeving waarin een dier zich op zijn gemak voelt, zullen andere gedragsvormen prevaleren, dan in een geheel onbekende of in een angstverwekkende situatie. De spreiding in de tijd van eet- en drinkgedrag zal afhangen van het al of niet ad libitum ter beschikking staan van voedsel en water. Wil men derhalve nagaan, of er een mogelijke samenhang is tussen de gemiddelde frequenties van de gedragsvormen en de snelheid waarmee een probleem wordt geleerd, dan zal men deze frequenties moeten bepalen in een situatie, die met de leersituatie nauw verwant is.

Eigen aan nagenoeg iedere leersituatie is, dat het dier uit zijn gewone omgeving (zijn "home-cage") wordt gehaald en geplaatst in een situatie, die vooral bij het begin van het leren vreemd is voor het dier. Een aantal gedragsvormen, die al of niet het leren van het probleem begunstigen zijn als reacties op die nieuwigheid te beschouwen. Een dier, dat de neiging heeft in een nieuwe omgeving te gaan rondsnoeven en lopen, zal eerder informatie verkrijgen over de structuur van b.v. de doolhof, dan een dier, dat als reactie op de nieuwigheid van de situatie in een hoek gaat zitten en "freezing" gedrag vertoont. Sommige gedragsvormen, geëvoceerd door de nieuwigheid van de omgeving zullen achterwege moeten blijven wil het probleem worden geleerd. Zowel het gedragsrepertoire van het dier in een nieuwe omgeving en de waarschijnlijkheid van optreden der diverse gedragsvormen als de mate waarin met betrekking tot het probleem ongunstige gedragsvormen kunnen onderdrukt worden, zouden wel eens een belangrijke rol kunnen spelen bij het leren. Dat zou betekenen, dat verschillen in leersnelheid tussen dieren of tussen stammen mogelijkwerwijze kunnen worden teruggebracht tot deze factoren.

Voor een behoorlijke evaluatie van de leerprestatie is het derhalve in ieder geval van belang, dat men het gedragsrepertoire en de mate van waarschijnlijkheid van optreden van de dit repertoire constituerende gedragsvormen van het dier in een nieuwe situatie kent, alsmede de relatie tussen de afname van de nieuwigheid van de situatie (uitgedrukt in de tijd die het dier in deze situatie doorbrengt) en de mate van verandering in de frequentie, waarmee de gedragsvormen voorkomen.

§ 2. Methode ter beschrijving van het gedrag van het dier in een nieuwe situatie

2.1 Bindra en Blond's methode ter bepaling van het gedragsrepertoire

Het geheel van gedragingen, dat een dier in een nieuwe situatie vertoont, is tot nu toe niet bijzonder gedifferentieerd bestudeerd in de experimentele psychologie. Bindra en Blond (1958) merken op, dat er in feite maar twee methoden gebruikt worden om die gedragingen te registreren. De eerste methode is die van de stabilimeter. Het dier wordt geplaatst in een kooi met een beweegbare bodem en alle gedragingen worden beschreven als veranderingen van de druk op deze bodem. Men meet hierbij in feite alleen de mate van activiteit; een nadere differentiëring van de diverse gedragingen in b.v. aan de plaats gebondene (zich krabben, rechtop gaan staan) en zich over het gehele veld afspelende (lopen) is niet mogelijk.

De tweede methode is die van het zg. "activity wheel". Het dier wordt geplaatst in een looprad en bepaald wordt het aantal omwentelingen per tijdseenheid. Bij deze methode wordt alleen de frequentie waarmee en de duur waarover loopgedrag optreedt geregistreerd. Een variant van het looprad vormt de exploratiebak, waarbij de mate van activiteit wordt uitgedrukt in het aantal onderbrekingen van een of meer foto-electrische cellen.

Om nadere informatie te verkrijgen over de aard van het gedrag, dat een rat in een nieuwe omgeving vertoont, ontwikkelden Bindra en Blond (1958) een nieuwe methode, de zg. time-sample methode, die in een ietwat andere vorm te voren reeds was gebruikt bij de bestudering van het gedrag van muizen (b.v. Waine, 1946), van apen (b.v. McDowell et al, 1956), en mensen (b.v. Merrill, 1946). Terwijl de drie laatstgenoemde auteurs voortdurend observaties maakten van alle gedragingen en deze dan vervolgens onderbrachten in een beperkt aantal categorieën, besloten Bindra en Blond om alleen op bepaalde tijdstippen, dus b.v. om de 3 seconden, een observatie te maken. Bovendien stelden zij van te voren, op basis van een exploratief onderzoek, een bepaald aantal categorieën vast, die niet interpretatief maar descriptief waren en waarin zij ieder gedrag onmiddellijk na elke observatie uitdrukten. Experimentele fouten ten gevolge van een vertaling achteraf van de gedragingen in categorieën werden daardoor geëlimineerd.

Op basis van het exploratieve onderzoek stelden zij de volgende vijf categorieën vast:

- 1 *Locomotion*: de rat loopt of verandert zodanig van positie, dat daarbij alle vier de ledematen zijn betrokken.
- 2 *Grooming*: de rat likt of krabt aan een deel van zijn lichaam, of is bezig een deel van zijn lichaam schoon te maken.
- 3 *Sniffing*: er is een snelle beweging van de snorharen, gewoonlijk gepaard gaande met bewegingen van de neus, een snuffelgeluid, het uittrekken van de nek, en op de achterpoten staan.
- 4 *Lying*: het dier zit min of meer bewegingloos of slaapt, waarbij het abdomen rust op de vloer van de bak.
- 5 *Miscellaneous*: hieronder vallen een aantal zeer uiteenlopende gedragingen, zoals tandenknarsen, het likken aan delen van de kooi, bewegingloos zitten of staan ("freezing behavior"), op de achterpoten staan zonder snuffelen, enz. In feite bevat deze categorie alle gedragingen, die niet direct vallen onder een van de vier andere. De categorieën sluiten elkaar uit: ieder gedrag wordt slechts in *een* categorie geplaatst. In het geval van snuffelend lopen wordt lopen gecodeerd. Verder besloten zij iedere rat te observeren gedurende 15 minuten, daarbij om de 5 seconden een observatie makend.

Op basis van de 150 coderingen worden vervolgens de frequenties bepaald, waarmee de diverse gedragingen, uitgedrukt in de vijf categorieën optraden.

Een onderzoek naar de betrouwbaarheid van de time-sample methode leidde tot uitstekende resultaten. Vergelijking van data, door twee observatoren onafhankelijk van elkaar verzameld, leverde gelijklopende coderingen op in 85% van de observaties. Verder bleken de rangordes van de frequenties in de verschillende categorieën op twee opeenvolgende test-dagen bij iedere rat identiek of nagenoeg identiek te zijn, hetgeen wijst op een hoge test-retest betrouwbaarheid.

Experimenten, waarbij Bindra en Blond (1958) via de time-sample methode te werk gingen leverden een aantal interessante gegevens op. Wanneer ratten gedurende 16 opeenvolgende dagen in dezelfde observatiebak werden geobserveerd, trad er een successieve afname van de frequentie van Lo (locomotion) en S (sniffing) op en een geleidelijke toename van de frequentie van G (grooming). Intraperitoneale injectie van benzedrinesulfaat (3 mg/kg), toegediend 15 minuten voor het begin van de observaties bracht een significante afname van G en een significante toename van Lo en S te weeg. Intraperitoneale injecties van picROTOXINE (4 mg/kg) en nembutal (40 mg/kg) veroorzaakten een afname van G, maar beïnvloedden de frequentie van geen van de andere categorieën op significante wijze.

Eerder wezen we op de mogelijkheid van een relatie tussen de waarschijnlijkheid van optreden van de diverse gedragsvormen en de snelheid waarmee een rat een probleem leert. Als deze relatie er is, dan mag men verwachten dat farmaca, die de frequentie van voor het leren mogelijk ongunstige gedragsvormen doen afnemen, tegelijkertijd het leren begunstigen. Bindra en Baran (1959) vonden dat chloorpromazine de frequentie waarmee S en Lo optreden vermindert. Blough (1958) toonde aan, dat hetzelfde farmacon leidt tot een verbetering van het leren, wanneer de vereiste response bestaat uit het gedurende enige tijd blijven op een en dezelfde plaats. Verder bleek dat ratten, die een hoge frequentie van "freezing" gedrag vertoonden en een lage frequentie van Lo, een "shock avoidance" probleem bijzonder slecht leerden (Bindra, 1961).

2.2 Gedragsrepertoire en leergedrag

Op basis van een kritische beschouwing van de via de time-sample methode verkregen gegevens en een nauwkeurige analyse van het leergedrag onder verschillende experimentele condities komt Bindra (1961) tot het begrip "matrix" of "Anlage". "When an animal is confronted with a new experimental situation, the specific acts that make up its general activity may be said to constitute a matrix (Anlage)" (p. 207). Iedere response kan volgens hem beschreven worden "as consisting of a number of sequentially arranged motor events or *acts*. Some of these acts are mainly manipulatory, such as walking, pushing, sitting, grooming, and handling objects; other are primarily perceptual, such as head turning, eye movements, and sniffing. Acts are the molecular events that make up the molar response" (p. 207).

Bij leerproblemen kan men twee soorten van "acts" of gedragsvormen onderscheiden, namelijk diegene die een onderdeel vormen van de response (relevant acts) en diegene, die niet in de response thuis horen (irrelevant acts). Op dezelfde wijze als een dier moet leren in een discriminatieprobleem te reageren op de relevante stimuli en niet op de irrelevante, zo moet het ook leren de juiste gedragsvormen te stellen en irrelevante acts niet uit te voeren. Bij het dier ontwikkelen zich op basis van "reinforcement" niet alleen excitatoire en inhibitoire tendenzen met betrekking tot de stimuli (Spence, 1936, 1937) maar ook met betrekking tot de gedragsvormen.

Kan men in het perceptuele vlak spreken van een competitie van stimuli, in het

motorische vlak gaat het om een competitie van gedragsvormen. In dit opzicht trekt Bindra een parallel tussen het response-competition model van Guthrie (1935) of meer recent van Estes (1950) en Restle (1955) en zijn eigen opvatting. "As do these models, the present formulation considers the occurrence of a response of a certain class in a given situation to be the outcome of its (successful) "competition" with other classes of reactions, which also have a certain probability of occurrence in that situation. Further, like the Estes and Restle models, learning and extinction are looked upon as transfers of probability relations between the competing classes of reactions" (p. 206–207). Terwijl Estes en Restle de waarschijnlijkheid van optreden van een bepaalde response direct laten afhangen van de aard van de "stimulus cues", die door het dier worden waargenomen, betreft Bindra de bepaalde response onmiddellijk op de meer moleculaire gedragsvormen of acts, in die zin, dat de waarschijnlijkheid van optreden van een response groter wordt, naarmate de waarschijnlijkheden van de voor de response relevante gedragsvormen groter en de waarschijnlijkheden van optreden van de voor de response irrelevante gedragsvormen kleiner worden.

Beide benaderingen van het leergedrag zijn complementair: Estes en Restle houden zich bezig met een nauwkeurige analyse van de sensorische input, terwijl Bindra probeert te komen tot een zorgvuldige beschrijving van de motorische output. Het voordeel van Bindra's benadering boven die van Estes en Restle is, dat de eerste zich richt op het onmiddellijk observeerbare gedrag, terwijl Estes' en Restle's benadering werkt met inferenties, gebaseerd op observeerbare gedragingen.

De theorie van Bindra impliceert, dat het van het grootste belang is om bij de bestudering van het leergedrag rekening te houden met verschillen in de "general activity matrix", die dieren vertonen in een nieuwe situatie, en met verschillen in de mate, waarin de nieuwheid van een situatie voor deze dieren afneemt. Met betrekking tot de S1 en S3 stammen kan men zich afvragen of de verschillen in snelheid, waarmee dieren van beide stammen problemen leren niet, althans ten dele, zouden kunnen berusten op verschillen in de samenstelling van hun "general activity matrix" of de snelheid, waarmee het nieuwheids-aspect van de situatie afneemt. Bindra (1961) doet een suggestie in deze richting: "It seems reasonable to suppose that, in developing strains of maze-bright and maze-dull animals, one is to a certain extent breeding for differences in "emotionality", or "shyness", or whatever characteristic of the animal determines the extent of its locomotion in a mildly novel situation" (p. 210).

Wanneer men afziet van inferenties als "emotionaliteit" en "schuwheid" en zich bepaalt tot de direct observeerbare gedragsvormen, dan blijft het zinvol de vraag te stellen, of de selectie van S1's en S3's op basis van hun leerprestaties in een doolhof, zoalsze werd ondernomen door Tryon (1940a; 1942), in feite betrekking heeft gehad op verschillen in de "general activity matrix", die op haar beurt de verschillen in leergedrag induceerde. Deze vraagstelling vormt het vertrekpunt van een door ons ondernomen exploratief onderzoek naar het gedragsrepertoire van beide stammen in een nieuwe situatie.

2.3. De door ons ontwikkelde methode:

A Ter bepaling van het gedragsrepertoire

Uitgangspunt hierbij vormde de time-sample methode van Bindra en Blond. Aan deze methode blijken echter enige tekortkomingen te kleven. De eerste heeft betrekking op de inhoud van een der categorieën nl. M. Tot deze categorie behoren nogal uiteenlopende gedragingen. Terwijl b.v. likken aan delen van de kooi verwijst naar een actieve gerichtheid op de omgeving, vormt het "freezing" gedrag een soort van schrik-

reactie naar aanleiding van plotselinge geluiden en bewegingen. Zoals Bindra en Blond de categorie M definiëren, vormt zij een soort van min of meer ondefinieerbaar rest-gedrag.

Beschouwt men de gedragsvormen die beide auteurs beschrijven, los van de door hen gehanteerde categorieën, dan kan men de volgende dimensies onderscheiden:

1 mobiliteit vs. rust.

2 gedragsvormen, die verwijzen naar een actief bezig zijn met de nieuwe omgeving vs. gedragsvormen, die primair gericht zijn op het eigen lichaam.

3 interfererende schrikreacties ("freezing").

Op basis van deze indeling kan men de volgende vijf categorieën definiëren:

1 *W* (walking): de rat loopt of verandert zodanig van positie, dat daarbij tenminste drie poten zijn betrokken.

2 *L* (lying): de rat zit of rust in een asymmetrische lichaamshouding met zijn abdomen op de vloer, de kop omlaag, de ogen dicht of open.

3 *S* (sniffing): tot deze categorie horen de volgende gedragsvormen:

a: snuffelen; een snelle beweging van de snorharen, gewoonlijk gepaard gaande met bewegingen van de neus en snuffelgeluiden.

b: likken aan delen van de observatiebak.

c: krabben aan de observatiebak.

d: bijten in de observatiebak.

4 *G* (grooming): de rat likt of krabt aan een deel van zijn lichaam, bijt er in, of is bezig zijn lichaam schoon te maken.

5 *F* (freezing): het dier staat of zit roerloos, kop omhoog, ogen open. Op het ogenblik dat of onmiddellijk voordat het dier deze gedragsvorm demonstreert, is er een geluid of beweging in de kamer, waar de observaties worden gedaan.

Door in het geval dat de rat al snuffelend loopt een *W* te coderen, kunnen de observatiecategorieën zo gemaakt worden, dat ze elkaar uitsluiten.

Een tweede tekortkoming van Bindra en Blond's methode bestaat in de te korte duur, gedurende welke zij de observaties doen. Deze bedraagt slechts 15 minuten. Hierdoor is het onmogelijk de afname of toename van gedragsvormen in functie van de tijd, doorgebracht in de observatiebak, voldoende nauwkeurig te bestuderen. Wanneer men de "general activity matrix" wil relateren aan het leergedrag, is het noodzakelijk de duur van het verblijf in de observatiebak ongeveer aan te passen aan de tijd, die een dier dagelijks doorbrengt in de leersituatie. Uit ervaring blijkt, dat deze meestal een stuk langer duurt dan 15 minuten. Het leek ons derhalve zinvol de observatieperiode te bepalen op 25 minuten met een interval van 10 seconden tussen twee opeenvolgende observaties. Door deze tijdsduur te verdelen in vijf periodes van vijf minuten en voor ieder van deze de samenstelling van de "general activity matrix" te bepalen wordt het mogelijk eventuele afnamen en toenames in de frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen voorkomen, te bestuderen.

B Ter bepaling van de locomotorische activiteit

Een derde en zeer belangrijk nadeel van Bindra en Blond's methode vormt het feit, dat zij een nauwkeurige beschrijving van het locomotorische gedrag niet toelaat. Wil men het gedrag van het dier in een nieuwe omgeving zo volledig mogelijk bestuderen, dan kan men niet volstaan met het bepalen van de frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen optreden. Naast deze dient men informatie te verkrijgen over de bewegingen van het dier in de ruimte en zijn preferenties met betrekking tot bepaalde plaatsen in de observatiebak. Men kan dit bezwaar ondervangen door op ieder tijdstip, dat men het gedrag observeert, tevens een aantekening te maken van de plaats waar het dier zich op dat moment bevindt.

Hiertoe verdeelden we de vierkante observatiebak door middel van vijf in de lengte- en vijf in de breedterichting lopende lijnen in 36 vierkante velden. Op deze wijze kon bij iedere observatie het vlak waarin het dier zich bevond geregistreerd worden. In het geval dat het dier zich gedurende een observatie bevond in meer dan een veld, werd in het geval van W, F, G en L dat hokje geregistreerd, waarin de meeste poten waren. Bij een gelijke verdeling der poten over de vlakken werd het hokje genoteerd, waarin zich de achterpoten bevonden. Bevonden de poten zich in vier verschillende velden, dan werd willekeurig een van de vlakken gekozen, waarin zich de achterpoten bevonden. In het geval van S bepaalde de plaats van de neus van het dier de keuze van het hokje. De analyse van de locomotorische activiteit dient betrekking te hebben op de volgende twee aspecten:

- 1 de preferentie van het dier voor bepaalde onderdelen van de nieuwe omgeving.
- 2 de mate van zich bewegen in de ruimte.

Wat de preferentie betreft voor bepaalde onderdelen van de ruimte kan men een vierkante observatiebak indelen in drie gebieden, uitgaande van de mate, waarin de verschillende vlakken door wanden worden begrensd:

- 1 *H*: de hoekvelden, die elk aan twee zijden aan een zijwand grenzen.
- 2 *W*: de velden langs de wanden, die slechts aan een wand grenzen.
- 3 *M*: de middenvelden, die geheel vrij liggen.

De mate van zich bewegen in de observatieruimte kan beschreven worden vanuit vier aspecten:

- 1 het aantal keren, dat het dier bij opeenvolgende observaties van plaats veranderd blijkt te zijn.
- 2 de totaal afgelegde afstand gedurende de observatieperiode.
- 3 de gemiddelde afgelegde afstand per verandering van plaats.

Deze is de ratio van 1 en 2.

- 4 het aantal verschillende velden in de observatieruimte, dat gedurende de observatieperiode wordt bezocht.

De time-sample methode maakt een directe bepaling van de doorlopen afstand onmogelijk. Een schatting van deze afstand is mogelijk door de afstanden te meten tussen bij opeenvolgende observaties bezochte velden. Een directe meting van deze afstanden is zeer tijdrovend; men kan echter de afstanden benaderen door te werk te gaan via de zg. "city-block" methode. Hierbij bepaalt men het aantal velden, dat het dier zou moeten doorlopen in de lengte- en breedterichting van de bak om van het ene veld in het andere te komen. Een voorbeeld moge dit verduidelijken.

Veronderstel dat het dier zich bij de eerste observatie bevindt in een bepaald hoekveld en bij de volgende waarneming op het hoekveld, dat er diagonaal tegenover ligt. De via de "city-block" methode gemeten afstand is dan: eerst vijf velden in de lengterichting van de bak en vervolgens vijf velden in de breedterichting. Totaal dus tien velden. De verhouding tussen de in totaal doorlopen afstand en het aantal malen dat het dier van plaats verandert vormt een index voor de snelheid waarmee het dier zich in de observatieruimte verplaatst.

C Ter bepaling van de variabiliteit van het gedrag

Naast de "general activity matrix" en de locomotorische activiteit bestaat er nog een derde factor, die bij de beschrijving van het gedrag van het dier in een nieuwe omgeving van groot belang is. Men zou deze factor kunnen beschrijven als de mate van variabiliteit of de mate van stereotypie in het gedrag van het dier.

Een eerste verwijzing naar de mate van stereotypie in het gedrag van een dier is te vinden in de samenstelling van zijn "general activity matrix". Wanneer een gedragsvorm daarin met een zeer hoge frequentie voorkomt, vertoont het gedrag van het dier

een uiterst geringe variabiliteit: het is voortdurend bezig met één bepaalde activiteit. Doch ook in het geval, dat alle gedragsvormen in ongeveer gelijke frequenties optreden, kan het gedrag weinig variabel zijn b.v. in het geval, dat iedere gedragsvorm alleen gevolgd wordt door zichzelf of door een bepaalde andere.

Morgan (1961) wijst er op dat variabiliteit van het gedrag een belangrijke voorwaarde is voor het leren van een probleem. Naarmate de variabiliteit groter is, naarmate een gedragsvorm minder bepaald wordt door voorafgaande gedragsvormen, wordt de kans dat deze geassocieerd wordt met stimuli, welke leiden naar een beloning, groter. De adaptatie aan een bepaalde situatie verloopt sneller, wanneer het gedrag niet groten-deels, onafhankelijk van situationele factoren, gecontroleerd wordt door voorafgaande gedragingen.

Een belangrijk aspect van variabel gedrag is, dat het moeilijk te voorspellen is door een observator. Naarmate het gedrag van een dier meer variabel is, zal de onzekerheid van een waarnemer die op basis van het gedrag op tijdstip t het gedrag op tijdstip $(t + 1)$ moet voorspellen, groter zijn. Dit betekent, dat men variabiliteit van gedrag zou kunnen uitdrukken in termen van onzekerheid bij de observator. Als een bepaald gedrag in de lijn van de verwachtingen ligt van de waarnemer, geeft het hem weinig informatie. Men zou het dier derhalve kunnen beschouwen als een ten aanzien van de observator informatie genererend systeem. In dit opzicht vormt een beschrijving van de gegenereerde informatie een beschrijving van de mate van variabiliteit in het gedrag van het dier.

Het begrip informatie, zoals het hier wordt gebruikt, heeft geen betrekking op de hoedanigheid van een bepaalde gedragsvorm. Het verwijst onmiddellijk naar de onzekerheid van de waarnemer, die wordt weggenomen wanneer het dier een bepaalde gedragsvorm vertoont uit een geheel van mogelijke gedragsvormen. Anders gezegd: het dier beschikt over een aantal boodschappen, in casu gedragsvormen, waaruit het er telkens een stelt. Wanneer het dier regelmatig bepaalde boodschappen met hogere frequentie verschaft dan andere, en de observator heeft weet van deze frequenties, dan zullen de eerste minder informatief zijn dan de laatste, omdat het de waarnemer minder verbaast wanneer ze optreden.

In deze vorm werd de vraag naar de informativiteit van boodschappen voor het eerst aan de orde gesteld door communicatietechnici. Het waren vooral Shannon en Weaver (1949), die het begrip informatie en alles wat daarmee samenhangt, uitwerkten en er een mathematische vorm aan gaven. Hun publicatie introduceerde de zg. informatietheorie ook in de psychologie waar zij voornamelijk toegepast wordt bij perceptie-onderzoek.¹

Een zeer goed overzicht van de diverse informatietheoretische concepten en de mathematische analyse daarvan geeft Garner (1962) in zijn boek 'Uncertainty and structure as psychological concepts'. Bij analyse van de variabiliteit in het gedrag zullen we ons voornamelijk op dit werk baseren.

"Information", schrijft Garner, "is something we get when some person or machine (of een dier!) tells us something we didn't know before" (p. 2). "To be slightly more exact, any communicative act provides information only insofar as it reduces a condition of ignorance or uncertainty about the state of things under consideration" (p. 3). Als iemand mij vertelt, dat de voorband van mijn fiets plat staat, en ik had dat zelf reeds geconstateerd, dan geeft deze mededeling mij geen informatie. Wanneer ik echter weet, dat een van de banden van mijn fiets kapot is en iemand vertelt me welke, dan bevat deze boodschap wel informatie.

¹ Op de betekenis van de informatietheorie voor de psychologie werd in Nederland voor het eerst gewezen door Van de Geer (1957a, b).

"The uncertainty about the outcome of any act is quantitatively related to the number of possible outcomes that exist. Tossing a coin has two possible outcomes, but throwing a die has six possible outcomes. Therefore, there is less uncertainty about the coin-tossing outcome than about the die-throwing outcome. Similarly, after the outcome is known, we have obtained less information about the coin toss than we did about the die throw" (p. 3). De kans om goed te voorspellen bij het werpen van een munt is groter dan de kans om goed te voorspellen bij een dobbelsteen. In het tweede geval zijn er meer mogelijkheden dan in het eerste en is er dus een grotere onzekerheid. Beschouwen we nu ieder alternatief als een boodschap, dan kunnen we stellen, dat de mate van onzekerheid van de waarnemer proportioneel is aan het aantal verschillende boodschappen, dat kan ontvangen worden. Wanneer alle boodschappen een even grote kans van optreden hebben, wordt de mate van onzekerheid van de waarnemer bepaald volgens de formule:

$$U = {}^2\log k^2 \quad (1)$$

waarbij k gelijk is aan het aantal verschillende boodschappen.

De eenvoudigste vorm van onzekerheid is die, waarbij twee gebeurtenissen met een even grote kans voorkomen. U is in dit geval: ${}^2\log 2 = 1$. De eenheid van onzekerheid en informatie wordt *bit* genoemd. (Dit woord in een contractie van *binary digit*.) Wanneer x verschillende boodschappen mogelijk zijn en de kansen van hun voorkomen gelijk zijn, dan is de onzekerheid van de ontvanger van die boodschappen maximaal. Zijn de waarschijnlijkheden van optreden verschillend, dan wordt daardoor de onzekerheid van de ontvanger gereduceerd. Zijn wetenschap, dat bepaalde boodschappen zeer vaak zullen voorkomen, maakt zijn voorspellen gemakkelijker. Het is duidelijk dat in het geval van twee boodschappen (A en B), waarbij A altijd voorkomt en B nooit, de onzekerheid van de waarnemer nul is. Het optreden van A verschaft geen enkele informatie. Wanneer twee boodschappen een verschillende waarschijnlijkheid van optreden bezitten, zal de onzekerheid, die wordt weggenomen, minder zijn wanneer de meest frequente boodschap optreedt dan wanneer de minst frequente ontvangen wordt. In dit geval bepaalt men de *gemiddelde* onzekerheid van een observator die geconfronteerd wordt met dit geheel van boodschappen.

Men berekent eerst de onzekerheid met betrekking tot ieder der boodschappen en bepaalt vervolgens het gewogen gemiddelde van deze onzekerheden.

$$U = - \sum p(x) {}^2\log p(x)^3 \quad (2)$$

waarbij $p(x)$ staat voor de waarschijnlijkheid, waarmee ieder van de boodschappen optreedt.

In beide formules heeft de mate van onzekerheid alleen betrekking op de waarschijnlijkheden van de diverse boodschappen. Het komt echter voor, dat de waarschijnlijkheid van optreden van een bepaalde boodschap afhankelijk is van het voorafgaande optreden van een of meer andere of dezelfde boodschappen. In een dergelijk geval wordt de gemiddelde onzekerheid van de voorspeller geringer, wanneer hij zich bij zijn voorspellen kan baseren niet alleen op de relatieve frequenties, waarmee de boodschappen optreden, maar ook op de waarschijnlijkheden waarmee boodschappen elkaar opvolgen. Deze gemiddelde onzekerheid wordt in het geval, dat er sprake is van een sequentie-afhankelijkheid van twee opeenvolgende boodschappen, bepaald door de formule:

$$U(x,y) = - \sum p(x,y) {}^2\log p(x,y)^4 \quad (3)$$

waarbij $p(x,y)$ de waarschijnlijkheid aangeeft, waarmee de x de boodschap voorkomt, gevolgd door de y de boodschap.

² Garner (1962) p. 20.

³ o.c. p. 21.

⁴ o.c. p. 54.

$U(x,y)$ wordt de "joint uncertainty" genoemd (Garner, 1962). Deze is maximaal, wanneer de waarschijnlijkheden waarmee boodschappen elkaar opvolgen enkel en alleen wordt bepaald door de waarschijnlijkheden van optreden der diverse boodschappen:

$$U \max(x,y) = U(x) + U(y) \quad (4)$$

Het verschil tussen $U \max(x,y)$ en $U(x,y)$ wordt de "contingent uncertainty" genoemd (Garner, 1962):

$$U(x,y) = U \max(x,y) - U(x,y) \quad (5)$$

De "contingent uncertainty" geeft aan de mate waarin de onzekerheid gereduceerd is ten gevolge van de sequentie-afhankelijkheid tussen opeenvolgende boodschappen.

"A contingent uncertainty is also a measure of correlation. Since the contingent uncertainty can be estimated from a ratio of variances, and since correlation is also a ratio of variances, it might seem that the best interpretation of the contingent uncertainty is simply as a correlation coefficient appropriate to non-metric data, just as the ordinary contingency coefficient is a correlation measure of non-metric data. Yet this interpretation is not quite accurate either. A correlation measure, including the ordinary contingency coefficient, is always a measure of *degree* of relationship between two variables, and can have values ranging from 0 to 1. However, the contingent uncertainty does not have an upper limit of 1; its upper limit is the uncertainty of the variable being predicted (...) and in this sense the contingent uncertainty is much more like the main effect variance, which is also limited by the total variance of the criterion variable. The best way to interpret the contingent uncertainty is not as a degree of correlation but rather as an *amount* of correlation. It is truly a measure of relatedness, but it measures the amount rather than the degree" (p. 60).

De "contingent uncertainty" hoeft niet beperkt te blijven tot de sequentie-afhankelijkheid van twee opeenvolgende boodschappen; de bepaling van de contingent uncertainty met betrekking tot afhankelijkheden, die zich over meer dan twee opeenvolgende boodschappen uitstrekken, is zeer bewerkelijk. Daar de analyses zullen doorgevoerd worden op via de time-sample methode verkregen data, lijkt het aannemelijk te veronderstellen dat samenhangen tussen meer dan twee opeenvolgende gedragsvormen uitermate gering zullen zijn, gezien het grote tijdsinterval dat bestreken wordt (bij 3 opeenvolgende gedragsvormen $3 \times 10 \text{ sec.} = 30 \text{ sec.}$).

Keren we thans terug tot de bepaling van de mate van variabiliteit in het gedrag van een rat, die in een nieuwe omgeving wordt geplaatst. Deze variabiliteit heeft betrekking zowel op de gedragsvormen, die het dier in een dergelijke omgeving ontplooit, als op bepaalde aspecten van zijn locomotorische activiteit. Wat de variabiliteit met betrekking tot de gedragsvormen betreft, kan men als eerste benadering kiezen de frequenties waarmee deze optreden. Baseert men zich daarbij niet op de totale frequenties over de hele observatieduur, maar op de frequenties in de vijf opeenvolgende perioden van vijf minuten, dan verkrijgt men tegelijkertijd enige informatie over de veranderingen in de variabiliteit als een functie van de tijd, die de rat in de nieuwe omgeving heeft doorgebracht. De onzekerheid van de observator die in ieder van deze vijf perioden het gedrag van het dier moet voorspellen, wordt dan bepaald met behulp van de frequenties, waarmee ieder van de gedragsvormen optreedt gedurende elk der vijf perioden. De gebruikte formule is (2). Op deze wijze kunnen vijf $U(x)$'s verkregen worden.

Een tweede benadering bestaat hierin, dat men over de hele observatieperiode de waarschijnlijkheden bepaalt waarmee een gedragsvorm (y) volgt op een gedragsvorm (x), waarbij x en y staan voor S, W, F, G en L. Op basis hiervan kan volgens de formules (3), (4) en (5) de contingent uncertainty ($U_{x:y}$) worden berekend. Deze geeft dan aan de mate, waarin er sequentie-afhankelijkheid is tussen voorafgaande en volgende gedragsvormen.

Met betrekking tot de locomotorische activiteit kan de mate van variabiliteit bepaald worden door er van uit te gaan, dat de rat bij iedere observatie een van zes en dertig boodschappen c.q. hokjes emitteert. Wanneer men afziet van de sequentie-afhankelijkheden is de onzekerheid van de observator het grootst, wanneer de rat alle hokjes, waarin de observatieruimte is verdeeld, met even grote frequenties bezoekt. Zijn onzekerheid is minimaal, wanneer het dier telkens hetzelfde hokje kiest. Op basis van de empirisch gevonden frequenties, waarmee het dier ieder van de zes en dertig hokjes bezoekt, kan nu met behulp van formule (2) de onzekerheid van de observator worden bepaald. De maximale onzekerheid wordt berekend via formule (1). Ze bedraagt: $2\log 36 = 5,170$ bits.

Door de feitelijke onzekerheid van de observator af te trekken van de maximale onzekerheid en de uitkomst te delen door de maximale onzekerheid, verkrijgen we een index voor de mate waarin het dier bij zijn exploreren zich beperkt tot een deel van de ruimte.⁵ Immers als een dier slechts een hokje bezoekt gedurende alle 150 observaties zal de onzekerheid van de observator nul zijn en de mate, waarin het dier zich beperkt bij zijn onderzoek van de ruimte, honderd. Bezoekt het dier daarentegen alle hokjes en in even grote frequenties, dan is de onzekerheid van de observator maximaal en de index nul. De mate, waarin het dier zich beperkt bij het exploreren van de ruimte – berekend volgens bovenstaande methode – zullen we noemen de mate van locomotor-redundantie (LMR) van het dier. Deze varieert dus van nul tot honderd.

De mate van locomotorredundantie verschilt van het aantal verschillende velden, dat het dier gedurende de observatieperiode bezocht heeft in die zin, dat de laatste uitsluitel geeft over de oppervlakte, die het dier verkend heeft, terwijl de eerste aangeeft de mate waarin het dier zijn activiteit verdeeld heeft over het aantal velden van de observatieruimte. Een voorbeeld moge dit verduidelijken. Een dier dat alle velden op één na eenmaal bezocht heeft en het overblijvende 115 maal heeft een veel grotere LMR dan een dier, dat alle velden in even grote frequenties bezocht. Beide dieren hebben echter eenzelfde oppervlakte (nl. 36 velden) geëxploreerd.

2.4 Modificaties van deze methode

De time-sample methode, op deze wijze gemodificeerd en uitgebreid, heeft belangrijke voordelen boven andere methoden, waarbij gebruik gemaakt wordt van een loopwiel, een stabilimeter of foto-electrische cellen ter bepaling van de activiteit van het dier in een nieuwe omgeving. Niet alleen geeft ze een veel meer gedifferentieerd beeld van het gedrag van het dier in een dergelijke omgeving, maar bovendien stelt ze nagenoeg geen eisen aan de observatieruimte. Dit betekent, dat ze kan aangewend worden in dezelfde ruimte, waarin ook het leergedrag van het dier plaats vindt en als zodanig kan ze waardevolle informatie geven over aspecten van het gedrag, die in de normale maten, als foutenscores, aantal pogingen, looptijd etc., niet tot uiting komen.

Daar de gedragsvormen tot op zekere hoogte bepaald worden door de mogelijkheden die de observatieruimte aan het dier biedt, is het wel zaak deze mogelijkheden te betrekken bij de definiëring van de gedragscategorieën. In het geval, dat in de observatieruimte voedsel en water voorhanden is, dient het door ons beschreven aantal gedragscategorieën b.v. uitgebreid te worden met *eten* en *drinken*. Voor de bepaling van de preferentie van het dier voor bepaalde gebieden in de observatieruimte is het bovendien van belang, dat de onderzoeker de ruimte nauwkeurig analyseert met betrekking tot verschillen tussen de diverse onderdelen van de observatieruimte.

Tenslotte kan het vaak zinvol zijn bij de registratie van een bepaalde gedragsvorm

⁵ Deze index wordt uitgedrukt in een percentage.

(b.v. S) te verwijzen naar de plaats waar deze gedragsvorm optreedt. Vooral bij het onderzoek naar de reacties van het dier op nieuwe voorwerpen in de ruimte kan hierin een belangrijke informatie bevat liggen.

§ 3. Een exploratief onderzoek naar verschillen in het gedrag van S1 en S3 ratten, geplaatst in een nieuwe omgeving

3.1 Procedure

Uitgaande van het gegeven, dat er in bepaalde omstandigheden verschillen optreden tussen S1's en S3's in de snelheid, waarmee bepaalde problemen worden geleerd, en verder van de veronderstelling dat deze verschillen wel eens zouden kunnen ontstaan op basis van verschillen in de reacties van beide stammen op een nieuwe omgeving, lijkt het zinvol na te gaan of er inderdaad verschillen bestaan tussen beide stammen met betrekking tot hun gedrag in een nieuwe omgeving. De volgende aspecten van het gedrag zullen daarbij via de in de vorige paragraaf besproken time-sample methode worden bestudeerd:

- a) de frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen (S, W, F, G, L) voorkomen.
- b) veranderingen in deze frequenties in functie van de tijd, die het dier in de nieuwe omgeving heeft doorgebracht.
- c) de voorkeur van het dier voor bepaalde gebieden van de observatieruimte en wel met name voor hoekvelden (H), velden langs de zijwanden (W) en middenvelden (M).
- d) het aantal verschillende velden, dat het dier gedurende zijn verblijf in de observatieruimte heeft bezocht.
- e) de afstand, die het dier gedurende de observatieperiode heeft afgelegd.
- f) het aantal keren dat het dier bij opeenvolgende observaties van plaats veranderd blijkt te zijn.
- g) de gemiddelde doorlopen afstand per verandering van plaats.
- h) veranderingen in de variabiliteit van het gedrag in functie van de tijd, die het dier in de observatieruimte heeft doorgebracht (U_x).
- i) de mate, waarin er sequentie-afhankelijkheid is tussen voorafgaande en volgende gedragsvormen (de "contingent uncertainty", $U_{x:y}$).
- j) de mate van locomotorredundantie (LMR).

Observaties vonden plaats gedurende vijf opeenvolgende perioden van vijf minuten; de tijd tussen twee opeenvolgende observaties bedroeg 10 sec. Het totaal aantal observaties bedraagt dus 150. Met de waarnemingen werd een aanvang gemaakt dertig seconden nadat de rat in het midden van de observatieruimte geplaatst was.

Als observatieruimte diende een Hebb-Williams maze (Rabinovitch en Rosvold, 1951) (fig. 2). Het vloeroppervlak van de van hout vervaardigde doos bedroeg 90×90 cm; de hoogte der zijwanden 12 cm. Het deksel was gemaakt van plexiglas. De inzetstukken, die dienen om in deze doos bepaalde doolhoven te realiseren, waren verwijderd en de openingen, die toegang geven tot de "startbox" en "goalbox", waren afgesloten door guillotine deuren. Vloeroppervlak en zijwanden waren geel van kleur. Vijf op even grote afstand van elkaar in de lengte en breedte getrokken zwarte lijnen verdeelden de bodem van de doos in vierendertig vierkante hokjes van 15×15 cm. en – onmiddellijk grenzend aan de start- en goalbox, – twee hokjes waarvan een hoek was afgesneden. De doos werd verlicht door een op ongeveer zestig cm. er boven gemonteerde lichtbak, waarin vier lampen van 15 Watt waren bevestigd. Het licht van deze lampen werd door een matglazen plaat aan de onderzijde van de lichtbak gelijkmatig over de observatiedoos verspreid. De doos rustte op vier poten van ongeveer 75 cm lengte en stond in een overigens donkere kamer, waarin maar weinig geluidsprikkels van buiten doordrongen. De observaties vonden plaats tussen 15.00 en 19.00 uur.

Geobserveerd werden 14 S1 en 14 S3 ratten, ♂, tussen 151 en 161 dagen oud, afkomstig van het psychologisch laboratorium van de Universiteit van Californië te Berkeley (U.S.A.). De dieren werden nooit tevoren voor enig experiment gebruikt en hadden, behalve in de observatieruimte, ad libitum de beschikking over voedsel en water. Ze waren in groepen van drie gehuisvest in kooien van ongeveer 40 × 25 × 25 cm. Daar het hier gaat om een exploratief onderzoek geschieden alle statistische toetsingen "two-tailed".

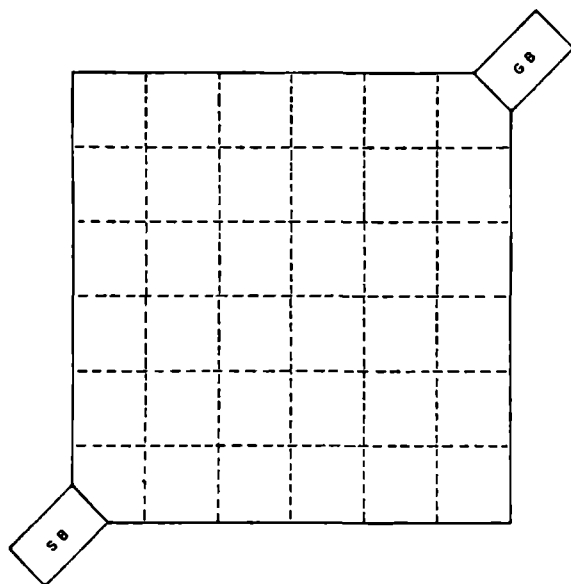


Fig. 2: Plattegrond van de gebruikte observatieruimte. (SB = startbox; GB = goalbox).

3.2 Resultaten

a) De frequentie waarmee de diverse gedragsvormen (S, W, F, G, L) voorkwamen. (tabel 1)

cat.	S1		S3		Mann-Whitney U toets*	
	\bar{X}	σ	\bar{X}	σ	U	p
S	54,3	15,6	82,9	16,1	21	<.002
W	9,4	6,0	15,4	5,2	45,5	<.02
F	13,5	11,8	19,5	8,2	55	<.05
G	66,7	23,7	25,4	13,3	10,5	<.002
L	6,1	10,5	6,9	10,0	90	NS**

* Siegel (1956).

** NS is $p > .10$

Tabel 1. Gemiddelde frequenties van optreden van S, W, F, G en L bij S1's en S3's.

Significante verschillen tussen de S1 en S3 stammen traden op met betrekking tot de frequenties van vier van de vijf geregistreerde gedragsvormen. S1 ratten vertoonden meer G-gedrag dan S3's en minder S-, W- en F-gedrag.

b) Veranderingen in de frequenties van S, W, F, G en L in functie van de tijd, die de rat in de nieuwe omgeving had doorgebracht. (tabel 2 en 3).

<i>Cat.</i>	<i>stam</i>	<i>1e per.</i>	<i>2e per.</i>	<i>3e per.</i>	<i>4e per.</i>	<i>5e per.</i>
S	S1	18,6	11,7	11,4	8,6	3,9
	S3	20,9	21,3	17,5	11,8	11,4
W	S1	5,1	1,9	1,1	0,6	0,6
	S3	5,0	3,3	3,3	2,2	1,6
F	S1	2,6	3,9	3,7	1,9	1,4
	S3	2,1	2,2	4,8	5,9	4,6
G	S1	3,7	12,5	12,8	17,3	20,4
	S3	2,0	3,2	4,4	9,4	6,4
L	S1	0,0	0,0	1,0	1,5	3,6
	S3	0,0	0,0	0,0	0,8	6,1

Tabel 2. Gemiddelde frequenties van optreden der vijf gedragvormen bij S1's en S3's in vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten.

<i>Cat.</i>	<i>factor</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>p</i>
S	A	21,186	1;26	<.002
	B	35,151	4;104	<.002
	A × B	3,430	4;104	<.10
W	A	7,375	1;26	<.10
	B	10,278	4;104	<.002
	A × B	1,390	4;104	NS*
F	A	2,268	1;26	NS
	B	2,084	4;104	NS
	A × B	5,020	4;104	<.02
G	A	30,211	1;26	<.002
	B	20,369	4;104	<.002
	A × B	5,148	4;104	<.02
L	A	0,032	1;26	NS
	B	8,348	4;104	<.002
	A × B	0,913	4;104	NS

* NS = $p > .10$

Tabel 3. Toetsing via een variantie-analyse (Winer, 1962, pp. 302 e.v.) van de verschillen in de frequenties van optreden tussen S1's en S3's (A), verschillen tussen de periodes (B); interactie van stam en periode (A × B) voor de vijf gedragvormen.

Er kwamen significante verschillen tussen beide stammen voor met betrekking tot de

frequenties van optreden van S, W en G. In tegenstelling tot het in tabel 1 vermelde bleek in deze variantie-analyse geen significant verschil te bestaan tussen beide stammen met betrekking tot de frequentie van F.

Met betrekking tot vier van de vijf gedragsvormen (S, W, G en L) bleken er significante verschillen te bestaan tussen de frequenties van optreden der gedragscategorieën in de vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten. S en W namen significant af, en G en L significant toe in functie van de tijd, die het dier in de ruimte had doorgebracht. Het aanvankelijk zeer frequent optredende S- en W-gedrag werd na enige tijd vervangen door G en L.

Significante interacties tussen stam en periode bleken te bestaan bij S, F en G. Afname van S en toename van G traden bij S1's eerder op dan bij S3's. De periode, waarin S1's het meeste F-gedrag vertoonden, lag vroeger in de tijd, dan de periode waarin het F-gedrag van S3's maximaal was.

c) Voorkeur der dieren met betrekking tot bepaalde gebieden van de observatie-ruimte. (Tabel 4)

	S1	S3	Mann-Whitney U toets	
	\bar{X}	\bar{X}	U	p
Hoekvelden (H)	115,2	66,7	11,5	<.002
Velden langs de zijwanden (Z)	29,8	66,9	12	<.002
Middenvelden (M)	5,0	16,4	26	<.002

Tabel 4. Gemiddelde frequenties, waarmee H, Z en M-velden werden bezocht door S1's en S3's.

Met betrekking tot alle drie onderscheiden gebieden traden significante verschillen op in de frequenties, waarmee ze door S1's en S3's werden bezocht. S1's bevonden zich meer in de hoekvelden en S3's meer in de velden langs de zijwanden en het middenveld.

d) Het aantal verschillende velden, dat gedurende de observatieperiode werd bezocht. Dit bleek voor S1's gemiddeld 15,6 velden te zijn en voor S3's 25,6. Het verschil tussen beide stammen getoetst via de Mann-Whitney U toets is significant ($U = 16$, $p < .002$). S3's bezochten een aanzienlijk grotere oppervlakte van de observatieruimte dan S1's.

e) De afstand, die gedurende de observatieperiode werd afgelegd.

Deze bedroeg voor S1's gemiddeld 122,1 en voor S3's 243,4 velden. Het verschil tussen beide stammen, getoetst via de Mann-Whitney U toets is significant ($U = 17$, $p < .002$). S3's liepen tweemaal zoveel in de observatieruimte als S1's.

f) Het aantal malen, dat het dier bij opeenvolgende observaties van plaats veranderd aangetroffen werd.

Bij de S1's werden gemiddeld 49,9 plaatsveranderingen, bij S3's 91,5 gevonden. Het verschil tussen beide stammen, getoetst via de Mann-Whitney U toets, is significant ($U = 14,5$, $p < .002$). S1's waren langer aan één plaats gebonden dan S3's.

g) De gemiddelde doorlopen afstand per verandering van plaats.

Deze bedroeg voor S1's gemiddeld 2,3 velden en voor S3's 2,6. Het verschil tussen

beide stammen is niet significant. (Mann Whitney U toets: $U = 64$, $p > .10$). Wanneer S1's en S3's van plaats veranderden was de geschatte afstand die ze doorliepen ongeveer even groot.

h) Veranderingen in de variabiliteit van het gedrag in functie van de tijd, in de nieuwe omgeving doorgebracht. (tabel 5 en 6).

<i>Stam</i>	<i>1e periode</i>	<i>2e periode</i>	<i>3e periode</i>	<i>4e periode</i>	<i>5e periode</i>
S1	1,3298	1,4015	1,3447	1,1791	0,9907
S3	1,1795	1,1461	1,3478	1,5814	1,2704

Tabel 5. Gemiddelde onzekerheid m.b.t. het gedrag (U_x) uitgedrukt in bits, gedurende vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten bij S1's en S3's.

<i>Factor</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>p</i>
A	0,589	1;26	NS
B	2,426	4;104	NS
A \times B	5,056	4;104	< .002

Tabel 6. Toetsing via een variantie-analyse (Winer, 1962 pp. 302 e.v.) van de verschillen in onzekerheid m.b.t. het gedrag tussen de beide stammen (A); tussen de periodes (B); van de interactie in deze van stam en periode (A \times B). (NS is $p > .10$).

Beide stammen verschilden niet van elkaar met betrekking tot de variabiliteit in het gedrag. Bovendien was er geen significant verschil tussen de periodes met betrekking tot deze variabiliteit. Wel viel de periode, waarin het gedrag het moeilijkst te voorstellen en dus het meest variabel was, vroeger in de tijd bij S1's dan bij S3's.

i) De "contingent uncertainty" ($U_{x:y}$).

Deze bedroeg bij de S1's gemiddeld 0,4235 bits en bij de S3's 0,4850 bits. Het verschil tussen beide stammen m.b.t. deze variabele is niet significant. (Mann-Whitney U toets: $U = 95$, $p > .10$). De mate, waarin er een sequentie-afhankelijkheid bestaat tussen voorafgaande en volgende gedragsvormen, was voor beide stammen nagenoeg gelijk.

j) De mate van locomotorredundantie.

De gemiddelde LMR bij S1's bleek 63,25% te bedragen en bij S3's 30,72%. Het verschil in deze tussen beide stammen is significant (Mann-Whitney U toets: $U = 15$, $p < .002$). S3's verdeelden hun activiteiten meer gelijkmatig over de ruimte dan S1's.

3.3 Samenvatting van de resultaten, verkregen uit het exploratieve onderzoek.

Wanneer S1's en S3's gebracht werden in een nieuwe omgeving, vertoonden zij grote verschillen ten aanzien van de frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen voorkwamen. Terwijl S-, W- en F-gedragingen vaker optraden bij S3's dan bij S1's, gold het omgekeerde voor het G-gedrag. Bij beide stammen bleken de frequenties, waarmee S, W, G en L optraden, af te hangen van de tijd, die de dieren in deze nieuwe omgeving hadden doorgebracht. Aanvankelijk traden voornamelijk die gedragsvormen op, die een actieve gerichtheid van het dier op de omgeving uitdrukken. Naarmate de ratten langer in de situatie verbleven, namen S en W meer en meer af, terwijl er een toename

te constateren viel van activiteiten gericht op het eigen lichaam (G) en rust (L). De afname van S en de toename van G verliepen bij S1's sneller in de tijd dan bij S3's. In de fase van overgang van S- naar G-gedrag traden F-reacties het meest frequent op. In deze fase was het gedrag dan ook het meest variabel. Bij S1's lag de periode van de grootste variabiliteit vroeger in de tijd dan bij S3's. De mate, waarin gedragsvormen bepaald worden door voorafgaande gedragingen, was voor beide stammen even groot. Ook m.b.t. de locomotorische activiteit traden belangrijke verschillen op tussen beide stammen. S1's werden vaker in de hoekvelden aangetroffen dan S3's en minder vaak dan deze in de velden langs de zijlijnen en het middenveld. S3's waren minder plaatsgebonden dan S1's; bij opeenvolgende observaties bleken ze vaker dan deze van plaats veranderd te zijn. Bovendien doorliepen ze gedurende de observatieperiode een grotere afstand dan S1's.

Beide stammen verschilden verder in de mate van locomotorredundantie. Bij S1's waren de activiteiten minder gelijkmatig over de ruimte verdeeld dan bij S3's. Tenslotte exploreerden S3's een grotere oppervlakte van de observatieruimte dan S1's. Beide stammen onderzochten echter niet het gehele gebied.

Het feit dat bij S1's de gedragsvormen G, F en L een groter gedeelte van de tijd in beslag namen en dat die gedragingen bij uitstek plaatsgebonden gedragingen zijn, vormt een verklaring voor hun grotere LMR. Een open vraag is of dit verschil in LMR ook bestaat, wanneer men zich bij de bepaling van deze enkel baseert op de plaatsen waar de dieren de gedragsvormen S en W vertoonden. Met andere woorden: bestaat er een verschil in de gelijkmatigheid, waarmee bij S1's en S3's het S- en W-gedrag over de ruimte verdeeld was?

Bovendien bleek bij de observaties dat met name G- en L-gedrag bij voorkeur optrad in de hoekvelden. De grotere frequentie, waarmee S1's deze hoekvelden bezochten, zou hierin wel eens een verklaring kunnen vinden. Het lijkt derhalve zinvol na te gaan of er ook verschillen in voorkeur voor bepaalde velden bestaan tussen S1's en S3's met betrekking tot het S- en W-gedrag. De voorkeur voor ieder der drie onderscheiden gebieden (H, Z en M) kan bepaald worden door te berekenen welk percentage van het totale aantal S- en W-gedragingen in ieder van deze gebieden plaatsvond.

Een analyse van de gegevens naar aanleiding van deze overwegingen leverde de volgende resultaten op. (tabel 7)

	S1	S3	Mann-Whitney U toets	
	\bar{X}	\bar{X}	U	p
LMR (S+W)	46,50%	21,87%	32	<.002
H (S+W)	53,31%	32,91%	29	<.002
Z (S+W)	39,47%	52,88%	39	<.02
M (S+W)	7,21%	14,21%	51	<.05

Tabel 7. Toetsing van verschillen tussen beide stammen in LMR (S+W), en in de percentages waarmee S- en W- gedragingen in H, Z en M optraden.

Uit de resultaten blijkt, dat ook met betrekking tot de actieve gerichtheid op de omgeving S1's zich meer bepaalden tot het onderzoek van de hoekvelden en de velden langs de zijwanden en het middenveld minder exploreerden dan S3's. Bovendien waren hun activiteiten aanzienlijk minder gelijkmatig over de ruimte verdeeld dan die van S3's. Het aantal verschillende velden, waarop S- en W-gedrag optrad, bedraagt voor S1's 15,5 en voor S3's 25,0. (Mann-Whitney U toets: $U = 19$, $p < .002$).

§ 4. Een replicatie-onderzoek

4.1 Procedure

Het exploratieve onderzoek leverde een aantal belangrijke verschillen op met betrekking tot het gedrag van S1's en S3's in een nieuwe omgeving. De gegevens uit dit onderzoek vragen om een nadere interpretatie, op basis waarvan nieuwe vraagstellingen kunnen worden geformuleerd. Alvorens ons hieraan te wagen leek het ons van belang allereerst na te gaan of de gevonden resultaten gerepliceerd konden worden bij nieuwe groepen van S1 en S3 ratten. Pas in een replicatie kunnen de gerichte hypothesen, die het exploratieve onderzoek opleverde, op hun juistheid getoetst worden. Bovendien is het mogelijk fouten van de eerste soort (het ten onrechte verwerpen van de nul-hypothese) op het spoor te komen.

Replicatie is in de empirische psychologie over het algemeen schromelijk verwaarloosd. Waar wel replicaties werden gedaan, bleken vaak grote discrepanties op te treden tussen de oorspronkelijke gegevens en die welke in de replicatie werden gevonden (van Bergen, 1963). Het lijkt derhalve zinvol een niet te grote waarde toe te kennen aan niet-gerepliceerde experimenten.

Bij het replicatie-experiment zullen alle aspecten van het gedrag aan een hernieuwde analyse worden onderworpen. Getracht zal worden de in de resultaten van het exploratieve onderzoek geformuleerde hypothesen te verifiëren. Daar het hier gerichte hypothesen betreft, zullen alle toetsen "one-tailed" zijn. Vervolgens zullen we voor beide stammen nagaan of de dieren uit het eerste onderzoek en die uit het tweede beschouwd kunnen worden als steekproeven uit eenzelfde populatie m.b.t. de diverse aspecten van het gedrag. Tenslotte zullen we de gegevens van beide experimenten samenvoegen en de verschillen tussen beide stammen "one-tailed" toetsen op hun significantie. Door het grotere aantal dieren wordt het onderscheidingsvermogen (van Bergen 1963) van de statistische toetsen groter.

Geobserveerd werden in het replicatie-onderzoek 16 S1 en 15 S3 ratten, ♂, tussen 148 en 161 dagen oud, afkomstig van het psychologisch laboratorium van de universiteit van Californië te Berkeley (U.S.A.). Geen der dieren had enige "experimentele" ervaring. Water en voedsel waren, behalve in de observatieruimte ad libitum beschikbaar. De dieren waren op dezelfde wijze gehuisvest als de dieren uit het eerste onderzoek. De gebruikte apparatuur en opstelling was identiek aan die van het exploratieve onderzoek. Wel vond het onderzoek plaats in een andere kamer, die door zijn ligging minder vrij was van storende geluiden dan de eerst gebruikte ruimte. De observaties vonden plaats tussen 15.00 en 19.00 uur.

4.2 Toetsing van de hypothesen

Hypothese A: S1 ratten vertonen in een nieuwe omgeving minder S-, W- en F-gedrag en meer G-gedrag dan S3's.

Resultaten: (tabel 8)

Cat.	S1		S3		Mann-Whitney U toets	
	\bar{X}	σ	\bar{X}	σ	U	p
S	52,0	19,8	70,7	27,8	69	<.025
W	9,3	5,6	11,6	5,2	85,5	NS
F	27,9	17,2	29,9	15,0	103,5	NS
G	54,0	20,7	37,7	25,5	66,5	<.025
L	6,8	10,1	0,0	0,0	52,5	<.01

Tabel 8. Gemiddelde frequenties van optreden van S, W, F, G, en L. (NS is $p > .05$)

Ook in het replicatie-onderzoek vertoonden S1's meer G-gedrag en minder S-gedrag dan S3's. De frequenties van F en W bleken nu echter niet significant te verschillen. In tegenstelling tot het eerste onderzoek vertoonden de S1's wel significant meer L-gedrag dan S3's.

Een vergelijking van de resultaten tussen het exploratieve onderzoek en de replicatie binnen ieder van beide stammen, leverde geen significante verschillen op met betrekking tot de frequenties van S, W en G. Zowel S1's als S3's vertoonden in de replicatie een toename van F-gedrag. (Mann-Whitney U toets: voor S1's: $U = 53$, $p < .02$; voor S3's: $U = 56,5$, $p < .05$). Verder vertoonden de S3's in het tweede onderzoek minder L-gedrag ($U = 60$; $p < .10$).

De gevonden verschillen tussen beide onderzoeken vinden zeer waarschijnlijk hun oorzaak in het feit dat de kamer, gebruikt in het eerste onderzoek meer geluids-arm was dan die van het tweede onderzoek. Een argument hiervoor vormt vooral de toename van "freezing" reacties (F), die men kan beschouwen als reacties van het dier op storende geluiden.

Een bepaling van de gemiddelde frequenties van S, W, F, G en L over alle S1's en over alle S3's levert het volgende beeld op. (tabel 9)

	S1	S3	Mann-Whitney U toets		
<i>Cat.</i>	\bar{X}	\bar{X}	<i>U</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
S	53,1	76,6	176	3,927	<.00005
W	9,3	13,4	257,5	2,691	<.0036
F	21,2	24,9	334	1,531	<.063
G	59,9	31,8	148,5	4,344	<.00003
L	6,5	3,3	286	2,259	<.0122

Tabel 9. Gemiddelde frequenties der vijf gedragvormen over 30 S1's en 29 S3's.

S1's blijken een hogere frequentie van G en L te vertonen en een minder hoge frequentie van S, W en F dan S3's.

<i>Cat.</i>	<i>stam</i>	<i>1e periode</i>	<i>2e periode</i>	<i>3e periode</i>	<i>4e periode</i>	<i>5e periode</i>
S	S1	18,1	13,2	9,2	5,4	6,1
	S3	19,1	16,4	15,0	10,5	9,8
W	S1	2,9	2,6	1,8	0,8	1,1
	S3	3,7	2,5	2,7	2,1	0,7
F	S1	4,2	4,7	7,1	6,6	5,2
	S3	3,4	5,1	5,3	6,9	9,3
G	S1	4,7	9,5	11,4	16,1	12,3
	S3	3,8	6,1	7,0	10,6	10,3
L	S1	0,0	0,0	0,4	1,1	5,2
	S3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabel 10. Gemiddelde frequenties van de vijf gedragvormen in vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten bij S1's en S3's.

Hypothese B: S1's vertonen over de vijf periodes van vijf minuten meer G-gedrag en minder S- en W-gedrag dan S3's. Verder nemen S- en W-gedragingen af in functie van de tijd, die de dieren in de ruimte hebben doorgebracht, en G- en L-gedragingen toe. Tenslotte treden er interacties op tussen stam en periode bij S, F en G. De eerste neemt bij S1's sneller af dan bij S3's en de laatste neemt bij S1's sneller toe dan bij S3's. Bovendien ligt de periode, waarin S1's het meeste F-gedrag vertonen, eerder in de tijd dan de periode, waarin het F-gedrag van S3's maximaal is.

Resultaten: (tabel 10 en 11).

<i>Cat.</i>	<i>factor</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>p</i>
S	A	4,407	1;29	<.05
	B	37,839	4;116	<.001
	AxB	1,510	4;116	NS*
W	A	1,304	1;29	NS
	B	12,498	4;116	<.001
	AxB	1,839	4;116	NS
F	A	0,117	1;29	NS
	B	3,546	4;116	<.01
	AxB	2,640	4;116	<.05
G	A	3,576	1;29	NS
	B	11,726	4;116	<.001
	AxB	0,785	4;116	NS
L	A	6,328	1;29	<.05
	B	5,363	4;116	<.001
	AxB	5,028	4;116	<.001

* NS is $p > .05$

Tabel 11. Toetsing via een variantie-analyse (Winer, 1962, pp. 302 e.v.) van de verschillen in de frequenties van optreden tussen S1's en S3's (A); verschillen tussen de periodes (B); en interactie van stam en periode (AxB) voor de vijf gedragsvormen.

Alleen de frequentie van S-gedrag lag bij S3's hoger dan bij S1's. In tegenstelling tot het exploratieve onderzoek vertoonden de S3's in de replicatie minder L-gedrag dan S1's. Verschillend van het in tabel 8 vermelde, is er in deze variantie-analyse geen significant verschil tussen S1's en S3's in de frequentie van G. S- en W-gedragingen namen inderdaad af in de tijd en G- en L-gedragingen toe. In deze replicatie bleek bovendien het F-gedrag bij S3's toe te nemen in de tijd, terwijl dit gedrag bij S1's een top vertoonde in de derde periode. Interactie-effecten zijn met betrekking tot S noch G aantoonbaar. Wel treedt er ook in dit onderzoek een interactie-effect op tussen stam en periode met betrekking tot F-gedrag. Evenals bij de exploratieve studie viel de periode met de hoogste frequentie van F bij S1's eerder in de tijd dan bij S3's. Nieuw was een interactie-effect bij L-gedrag. Deze gedragsvorm nam toe in de tijd bij S1's en bleef gelijk bij S3's.

Uit een variantie-analyse (Winer, 1962 pp. 302 e.v.) op de frequenties, waarmee de vijf

gedragsvormen optraden gedurende de vijf opeenvolgende periodes, bij S1's uit het exploratieve onderzoek en S1's uit de replicatie, blijkt een significante interactie te bestaan met betrekking tot W- en G-gedrag. De S1's uit het eerste onderzoek vertoonden een hogere frequentie van W in de eerste periode en een lagere in de laatste periode dan S1's uit het tweede onderzoek. Bovendien nam de frequentie van G in het exploratieve onderzoek meer toe dan in de replicatie.

Een soortgelijke variantie-analyse bij de S3's uit de twee onderzoeken leverde alleen een interactie-effect op met betrekking tot L. Terwijl L bij de eerste groep S3's toenam in functie van de tijd bleef het gelijk bij de tweede groep. Een variantie-analyse op de gegevens uit de twee onderzoeken tezamen, leverde de volgende resultaten op: (tabel 12).

<i>Cat.</i>	<i>factor</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>p</i>
S	A	17,902	1;57	<.001
	B	70,891	4;228	<.001
	AxB	2,916	4;228	<.05
W	A	7,397	1;57	<.01
	B	29,558	4;228	<.001
	AxB	1,682	4;228	NS*
F	A	0,877	1;57	NS
	B	5,051	4;228	<.001
	AxB	4,763	4;228	<.001
G	A	22,564	1;57	<.001
	B	29,626	4;228	<.001
	AxB	3,023	4;228	<.05
L	A	1,738	1;57	NS
	B	12,970	4;228	<.001
	AxB	0,579	4;228	NS

* NS is $p > .05$

Tabel 12. Toetsing via een variantie-analyse (Winer, 1962, pp. 302 e.v.) van de verschillen in de frequenties van optreden tussen 30 S1's en 29 S3's (A); verschillen tussen de periodes (B); en interactie van stam en periode (AxB), voor de vijf gedragsvormen.

1 De frequentie van S en W is – over de vijf periodes genomen – bij S3's hoger dan bij S1's. Het omgekeerde is het geval met betrekking tot G.

2 De frequenties van S en W nemen af in de tijd, die van G en L nemen toe. F neemt toe bij S3's en vertoont een omgekeerde U-vorm bij S1's met de top in de derde periode.

3 S neemt bij S3's minder snel af dan bij S1's. G neemt bij S1's sneller toe dan bij S3's. Er bestaan geen interactie-effecten met betrekking tot W en L. De periode met de hoogste frequentie van F valt bij S1's eerder in de tijd dan bij S3's.

Hypothese C: S1's bezoeken in hogere frequentie dan S3's de hoekvelden en in lagere frequentie dan S3's de velden langs de zijwanden en het middenveld.

Resultaten: (tabel 13).

	S1	S3	Mann-Whitney U toets	
	\bar{X}	\bar{X}	U	p
Hoekvelden (H)	114,7	77,0	29,5	<.001
Velden langs de zijwanden (Z)	29,9	44,8	55,5	<.010
Middenvelden (M)	5,4	28,2	17	<.001

Tabel 13. Gemiddelde frequenties waarmee de H-, Z- en M-velden bezocht werden door S1's en S3's.

S1's bleken de hoekvelden meer te bezoeken dan S3's en de velden langs de zijwanden en het middenveld minder dan deze.

Een vergelijking tussen S1's uit het exploratieve onderzoek en S1's uit de replicatie met betrekking tot dit aspect van het gedrag levert geen significante verschillen op. Een soortgelijke vergelijking tussen de S3's uit beide onderzoeken levert een verschil op met betrekking tot de frequenties waarmee de velden langs de zijwanden werden bezocht. (Mann-Whitney U toets, two-tailed: $U = 41$, $p < .02$). De S3's van het replicatie-onderzoek frequenteerden deze velden minder dan de S3's uit het eerste onderzoek.

De gecombineerde gegevens uit beide onderzoeken leveren verschillen op, die alle zeer significant zijn (tabel 14).

	S1	S3	Mann-Whitney U toets		
	\bar{X}	\bar{X}	U	z	p
H-velden	114,9	72,0	136,5	4,526	<.00003
Z-velden	29,8	55,4	142,5	4,435	<.00003
M-velden	5,2	22,5	84	5,322	<.00003

Tabel 14. Gemiddelde frequenties waarmee de H-, Z- en M-velden bezocht werden door 30 S1's en 29 S3's.

De volgorde met betrekking tot de hoogte der frequenties is voor beide stammen dezelfde. De hoekvelden worden het meest bezocht en het middenveld het minst. S3's zoeken echter ongeveer twee maal zo vaak als S1's de velden langs de zijwanden op en meer dan viermaal zo vaak het middenveld.

Hypothese D: S3's bezoeken een grotere oppervlakte van de observatieruimte dan S1's.

Resultaten: Gedurende de observatieperiode bezochten S1's gemiddeld 15,7 verschillende velden en de S3's 24,4. Het verschil in deze tussen beide stammen is significant. (Mann-Whitney U toets: $U = 38,5$ $p < .001$). Tussen de twee groepen bij beide stammen treden geen significante verschillen op. De gecombineerde gegevens leveren een verschil op tussen beide stammen dat zeer significant is. (Mann-Whitney U toets: $U = 103,5$ $p < .00003$).

Hypothese E: Gedurende de observatieperiode doorlopen S3's een grotere afstand dan S1's.

Resultaten: S1's legden een geschatte afstand af van 141,6 velden en S3's een afstand van 238,4 velden. Het verschil tussen beide stammen is significant (Mann-Whitney U toets: $U = 57$, $p < .01$). De S1's van het eerste onderzoek en die van het tweede ver-

schillen niet significant van elkaar. Datzelfde geldt voor de S3's van beide onderzoeken. De gecombineerde gegevens uit beide onderzoeken leveren een zeer significant verschil op tussen beide stammen. (Mann-Whitney U toets: $U = 153,5$; $z = 4,268$; $p < .00003$). S3's liepen een bijna tweemaal zo grote afstand als S1's.

Hypothese F: S3's blijken bij opeenvolgende observaties vaker van plaats veranderd te zijn dan S1's.

Resultaten: Het aantal plaatsveranderingen bedroeg bij S1's gemiddeld 47,7 en bij S3's 79,3. Het verschil tussen beide stammen in deze is significant (Mann-Whitney U toets: $U = 44$, $p < .01$). Er blijken geen verschillen te bestaan binnen iedere stam tussen het exploratieve onderzoek en de replicatie. De gecombineerde gegevens van beide onderzoeken leveren een zeer significant verschil op tussen beide stammen (Mann-Whitney U toets: $U = 109$; $z = 4,943$; $p < .00003$). S3's veranderden bijna tweemaal zo vaak van plaats als S1's.

Hypothese G: De gemiddelde doorlopen afstand per verandering van plaats is voor S3's gemiddeld groter dan voor S1's.

Resultaten: De G.D.A. bedroeg voor S1's 2,6 velden gemiddeld en voor S3's 2,9. Het verschil tussen beide stammen is niet significant. Dit resultaat is in overeenstemming met het in het exploratieve onderzoek gevondene. Ook de verschillen tussen het eerste onderzoek en het tweede binnen ieder van beide stammen zijn niet significant. Voor beide onderzoeken gecombineerd bedraagt de G.D.A. voor S1's 2,5 velden voor S3's 2,8. Over de 30 S1's en de 29 S3's is het verschil tussen beide stammen licht significant (Mann-Whitney U toets: $U = 344,5$; $z = 1,372$; $p < .0853$).

Hypothese H: De periode, waarin het gedrag het meest variabel is valt eerder in de tijd bij S1's dan bij S3's.

Resultaten: (tabel 15 en 16).

stam	1e periode	2e periode	3e periode	4e periode	5e periode
S1	1,3239	1,3893	1,5644	1,3463	1,3797
S3	1,2861	1,2022	1,5068	1,3545	1,2869

Tabel 15. Gemiddelde onzekerheid m.b.t. het gedrag (U_x), uitgedrukt in bits, gedurende vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten bij S1's en S3's.

factor	F	d.f.	p
A	1,472	1;29	NS*
B	2,443	4;116	NS
AxB	0,344	4;116	NS

* NS is $p > .05$

Tabel 16. Toetsing via een variantie-analyse (Winer, 1962 pp. 302 e.v.) van de verschillen in de onzekerheid met betrekking tot het gedrag tussen de beide stammen (A); tussen de periodes (B) en van de interactie in deze tussen stam en periode (AxB).

Evenals in het exploratieve onderzoek levert noch factor A noch factor B F-waarden op, die significant zijn. Ook de interactie tussen beide is in de replicatie niet significant. De hypothese kan dus niet worden aangenomen. Een zelfde variantie-analyse maar nu van de verschillen tussen S1's uit het eerste onderzoek en S1's uit het tweede (A); periodes (B) en de interactie tussen beide levert een F-waarde op m.b.t. factor B die significant is.

($F = 2,767$; d.f. 4;112; $p < .10$). Bij S3's blijkt dezelfde factor significant ($F = 3,956$; d.f. 4;108; $p < .02$).

Een variantie-analyse (Winer 1962, pp. 302 e.v.) over de gecombineerde gegevens (tabel 17) levert de volgende resultaten op (tabel 18).

<i>stam</i>	<i>1e periode</i>	<i>2e periode</i>	<i>3e periode</i>	<i>4e periode</i>	<i>5e periode</i>
S1	1,3267	1,3950	1,4619	1,2683	1,1982
S3	1,2347	1,1751	1,4300	1,4640	1,2789

Tabel 17. Gemiddelde onzekerheid met betrekking tot het gedrag (Ux), uitgedrukt in bits, gedurende vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten bij 30 S1's en 29 S3's.

<i>factor</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>p</i>
A	0,076	1;57	NS*
B	3,398	4;228	<.01
AxB	3,178	4;228	<.05

* NS is $p > .05$

Tabel 18. Toetsing bij 30 S1's en 29 S3's via een variantie-analyse (Winer, 1962, pp. 302 e.v.) van de verschillen in onzekerheid met betrekking tot het gedrag tussen beide stammen (A); tussen de periodes (B); en van de interactie tussen stam en periode (AxB).

Er is geen verschil in de mate van variabiliteit van het gedrag tussen S1's en S3's. Wel blijkt er een significant verschil te bestaan met betrekking tot de variabiliteit van het gedrag in de vijf periodes. Bovendien valt de periode met de grootste variabiliteit bij S1's eerder in de tijd dan bij S3's.

Hypothese I: S3's hebben een grotere "contingent uncertainty" dan S1's.

Resultaten: $U(x:y)$ bedraagt voor de S1's gemiddeld 0,4576 bits en voor de S3's 0,3647 bits. Het verschil tussen beide stammen is niet significant. Evenmin treden significante verschillen op binnen iedere stam tussen de dieren van het exploratieve onderzoek en de replicatie. Ook het combineren van de gegevens van beide onderzoeken leidt niet tot een significant verschil tussen S1's en S3's.

Hypothese J: S1's vertonen een grotere LMR dan S3's.

Resultaten: De gemiddelde LMR van de S1's bedraagt 63,84% en van de S3's 38,73%. Een toetsing via de Mann-Whitney U toets levert een significant verschil in deze op tussen de beide stammen ($U = 37$; $p < .001$). Een vergelijking – binnen iedere stam – van de gemiddelde LMR van de dieren van het eerste en het tweede onderzoek levert geen significante verschillen op. Over beide onderzoeken samengenomen blijkt het verschil tussen beide stammen in LMR zeer significant (Mann-Whitney U toets: $U = 91$; $z = 5,216$; $p < .00003$).

Hypothese K: Het percentage S- en W-gedragingen, dat op de hoekvelden plaats vindt, is groter bij S1's dan bij S3's. Deze laatste vertonen hogere percentages S- en W-gedragingen dan S1's op de velden langs de zijwanden en het middenveld.

Resultaten: (tabel 19).

	S1	S3	Mann-Whitney U toets	
	\bar{X}	\bar{X}	U	p
H (S+W)	55,32%	35,45%	40	< .001
Z (S+W)	36,87%	43,78%	82	NS*
M (S+W)	7,81%	20,77%	24,5	< .001

* NS is $p > .05$

Tabel 19. Gemiddelde percentages waarmee S- en W-gedragingen optreden bij S1's en S3's op de hoekvelden (H); de velden langs de zijlijnen (Z) en de middenvelden (M).

Uit de resultaten blijkt dat S1's zich in hun actieve gerichtheid op de situatie meer hebben beziggehouden met het onderzoeken van de hoekvelden dan de S3's; deze laatsten exploreerden het middenveld meer dan de S1's. In tegenstelling tot het exploratieve onderzoek verschillen beide stammen niet significant in de mate, waarin ze S- en W-gedrag vertoonden op de velden langs de zijlijnen.

Een vergelijking tussen de S1's uit beide onderzoeken levert met betrekking tot dit aspect van het gedrag geen significant verschil op. De S3's uit beide onderzoeken blijken te verschillen in de mate waarin ze aandacht schenken aan de velden langs de zijwanden. De S3's uit het eerste onderzoek vertoonden een hoger percentage van S- en W-gedragingen op de velden langs de zijlijnen dan de S3's uit het tweede onderzoek (Mann-Whitney U toets: $U = 60,5$ $p < .10$). De gecombineerde gegevens van beide onderzoeken leveren verschillen op tussen de twee stammen, die alle significant zijn. (tabel 20).

	S1	S3	Mann-Whitney U toets		
	\bar{X}	\bar{X}	U	z	p
H (S+W)	54,38%	34,23%	131,5	4,602	< .00003
Z (S+W)	38,09%	48,17%	241	2,941	< .0016
M (S+W)	7,53%	17,60%	147,5	4,359	< .00003

Tabel 20. Gemiddelde percentages – bij 30 S1's en 29 S3's – waarmee S- en W-gedragingen optreden op de hoekvelden (H); de velden langs de zijlijnen (Z) en de middenvelden (M).

Hypothese L: S1's vertonen een grotere LMR (S+W) dan S3's.

Resultaten: De gemiddelde LMR (S+W) van S1's bedroeg 47,31%, van S3's 24,70%. Het verschil tussen beide stammen is significant (Mann-Whitney U toets: $U = 25$; $p < .001$).

Vergelijkingen binnen iedere stam tussen de dieren uit beide onderzoeken leveren geen significante verschillen op. De gecombineerde gegevens leveren een zeer significant verschil op in LMR (S+W) tussen beide stammen (Mann-Whitney U toets: $U = 113$; $z = 4,882$; $p < .00003$).

4.3 Samenvatting van de resultaten

Ook in dit onderzoek vonden we tussen de twee stammen significante verschillen met betrekking tot de frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen optraden, wanneer

de dieren geplaatst waren in een nieuwe omgeving. De S3's vertoonden nu significant meer S-gedrag en significant minder G- en L-gedrag dan de S1's. De frequenties waarmee de gedragsvormen voorkwamen bleken af te hangen van de tijd, die de ratten in de ruimte hadden doorgebracht. S- en W-gedragingen namen significant af in functie van deze tijd en G- en L-gedragingen vertoonden een toename.

In de snelheid van afname en toename vonden we geen significante verschillen tussen beide stammen met betrekking tot drie van de vijf gedragvormen. L-gedrag nam bij S1's significant sneller toe dan bij S3's. De periode met de hoogste frequentie van F-reacties lag bij S1's eerder in de tijd dan bij S3's. Tussen beide stammen bestonden geen significante verschillen in de variabiliteit van het gedrag en in de mate waarin gedragsvormen bepaald worden door voorafgaande gedragingen.

Wat de diverse aspecten van de locomotorische activiteit betreft bleken S1's de hoekvelden significant vaker te bezoeken dan S3's en de velden langs de zijvelden en het middenveld significant minder.

S3's waren minder plaatsgebonden dan S1's; bij opeenvolgende observaties bleken ze significant vaker van plaats veranderd te zijn. De afstand, die zij gedurende vijftien-twintig minuten doorliepen is significant groter dan die van S1's.

Ook in de mate van locomotorredundantie zijn significante verschillen aantoonbaar. De activiteiten van S3's waren meer gelijkmatig over de ruimte verdeeld dan die van S1's. Evenals in het eerste onderzoek exploreerden beide stammen niet het gehele gebied. Wanneer we alleen aandacht schenken aan de locomotorische activiteit die samenvalt met S- en W-gedrag, blijken de S1's een significant grotere LMR te vertonen dan S3's. Het percentage van hun S- en W-gedragingen op de hoekvelden was significant groter dan dat van de S3's. Deze vertoonden significant meer S- en W-gedrag op het middenveld.

Het aantal verschillende velden, waarop S- en W-gedragingen plaatsvonden, bedroeg voor S1's gemiddeld 15,5 en voor S3's 23,9. Het verschil tussen beide stammen in deze is significant (Mann-Whitney U toets: $U = 42$; $p < .001$). Uit een vergelijking tussen het gedrag van de S1's in het eerste en in het tweede onderzoek blijkt, dat de dieren uit het replicatie-onderzoek significant meer F-reacties vertoonden dan de dieren uit het eerste onderzoek. Het verschil tussen de frequentie van W in de eerste periode en de laatste periode is bij de eerste groep groter dan bij de tweede. De frequentie van G nam bij de eerste groep meer toe dan bij de tweede.

Eenzelfde vergelijking met betrekking tot de S3's uit beide onderzoeken wijst op een significant hogere frequentie van F-reacties en een significant lagere frequentie van L bij de tweede groep. Terwijl bij de eerste groep een toename constateerbaar was van L-gedrag in functie van de tijd, bleek deze gedragsvorm bij de tweede groep afwezig te blijven. Zowel met betrekking tot alle gedragsvormen als met betrekking tot enkel S- en W-gedrag, bleken de dieren uit het exploratieve onderzoek vaker aangetroffen te worden op de velden langs de zijlijnen dan de dieren uit het replicatie-onderzoek. Het vermoeden bestaat dat althans een deel van de verschillen tussen de dieren uit beide onderzoeken teruggevoerd kan worden op een wijziging in de experimentele condities, en wel met name in het verschil wat betreft de frequentie en de intensiteit van storende geluiden tussen beide onderzoekkamers.

Samenvoeging van de gegevens uit beide onderzoekingen levert significante verschillen op tussen beide stammen met betrekking tot de volgende aspecten van het gedrag:

- 1 S1's vertonen meer S-, W- en F-gedrag en minder G- en L-gedrag dan S3's.
- 2 De frequenties waarmee de gedragsvormen optreden zijn afhankelijk van de tijd, die het dier in de observatieruimte heeft doorgebracht. S- en W-gedragingen vertonen een afname in de tijd; G- en L-gedrag een toename. De curve van F-gedrag heeft een omgekeerde U-vorm.

- 3 S-gedrag neemt bij S1's sneller af en G-gedrag sneller toe dan bij S3's. De periode met de hoogste frequentie van F ligt bij S1's eerder in de tijd dan bij S3's.
 - 4 S1's bezoeken de hoekvelden meer, de velden langs de zijwanden en het middenveld daarentegen minder dan S3's. Dit geldt zowel met betrekking tot alle gedragsvormen als met betrekking tot enkel S en W.
 - 5 S3's leggen gedurende de observatieperiode een grotere afstand af dan S1's en blijken bij opeenvolgende observaties vaker van plaats veranderd te zijn. De gemiddelde doorlopen afstand blijkt bij hen iets groter te zijn dan bij S1's.
 - 6 S3's bezoeken meer verschillende velden dan S1's. Dit geldt zowel voor alle gedragsvormen als voor S en W.
 - 7 De LMR van S1's is groter dan die van S3's. Hetzelfde geldt voor de LMR (S+W).
 - 8 De mate van variabiliteit in het gedrag blijkt in de vijf periodes te verschillen. Voor beide stammen vertoont ze een maximum. Dit maximum ligt bij S1's vroeger in de tijd dan bij S3's.
 - 9 Beide stammen verschillen niet in "contingent uncertainty".
- De suggestie van Bindra (1961) dat selectief fokken voor verschillen in "intelligent" doolhofgedrag wel eens zou kunnen impliceren, dat men tot op zekere hoogte selecteert op basis van reacties ten aanzien van een nieuwe situatie, lijkt door de resultaten van onze onderzoeken te worden bevestigd. Tussen twee stammen, die verschillen in de mate van "maze-brightness", blijken inderdaad grote verschillen te bestaan m.b.t. hun "general activity matrix". De volgende vraag zal zijn of er een relatie bestaat tussen beide variabelen en hoe men zich deze dan moet denken.

§ 5. Empirisch vastgestelde kenmerken van de geobserveerde aspecten van het gedrag in een nieuwe omgeving

5.1 De gedragsvormen

In het begin van dit hoofdstuk (§ 1) hebben we het vermoeden geopperd, dat verschillen in leergedrag tussen S1's en S3's wel eens zouden kunnen berusten op verschillen met betrekking tot de opbouw van de "general activity matrix". Dieren, die in een nieuwe omgeving bij voorkeur die gedragingen vertonen, die kunnen dienen als bouwstenen voor het te leren gedrag, zouden dan een bepaald probleem sneller moeten leren dan dieren waarbij de voor het leren vereiste gedragingen slechts in zeer geringe mate voorkomen. Daar lopen in doolhofproblemen wel bij uitstek het gedrag is dat tot beloning leidt, en deze gedragvorm bij S3's meer frequent voorkomt dan bij S1's, zou men op grond van onze suggestie mogen verwachten dat S3's deze problemen sneller leren dan S1's. Het tegengestelde blijkt echter meestal het geval te zijn.

Er is echter een maar. Het is nl. niet onmogelijk dat het meerdere lopen van S3's de uitdrukking is van een op een bepaalde manier gericht zijn op de situatie en dat deze gerichtheid in de tot nu toe gehanteerde leersituaties tot op zekere hoogte ongunstig werkt met betrekking tot het streven van het hongerige of dorstige dier om zijn eten resp. drinken te verkrijgen. In dat geval zal een dier, dat beheerst wordt door deze twee gerichtheden, meer fouten gaan maken bij het leren van een doolhof dan een dier, dat enkel gedreven wordt door zijn streven eten of drinken te verkrijgen, indien ten minste de beloningen m.b.t. beide gerichtheden elkaar niet uitsluiten. Het dier kan in zo'n geval beide beloningen verkrijgen. Sluiten beide beloningen elkaar uit, dan zal het dier moeten "kiezen".

Krijgt ten gevolge van een sterke deprivatie de gerichtheid op het verkrijgen van voedsel hierbij de overhand, dan is het denkbaar dat de gedragingen, die eerst in dienst

stonden van de andere gerichtheid, nu functioneel worden m.b.t. het leren van het probleem. In zo'n geval zijn de S3's in het voordeel en zullen zij een probleem sneller leren, omdat de kans op het optreden van gedragsvormen, die als gunstig moeten beschouwd worden m.b.t. het leren, bij hen groter is dan bij S1's.

Deze tweede suggestie vraagt om een nadere analyse van het gedrag van beide stammen in een nieuwe situatie, waarbij nu niet alleen aandacht geschonken moet worden aan het onmiddellijk observeerbare gedrag, maar aan inferenties m.b.t. de toestand waarin het dier verkeert en de aard van zijn gerichtheid in de nieuwe omgeving. Omdat deze inferenties een zo nauwkeurig mogelijke beschrijving van de gedragingen vereisen, is het noodzakelijk de gegevens van beide onderzoeken nogmaals onder de loupe te nemen maar nu met als uitgangspunt niet de stammen maar de gedragingen. De vraag daarbij is, naar welke direct constateerbare kenmerken de diverse gedragingen kunnen worden onderscheiden. Kennis van deze kenmerken maakt de inferenties met betrekking tot de gedragingen minder tentatief.

Een eerste kenmerk, waarin de gedragsvormen zich van elkaar onderscheiden, zijn we reeds op het spoor gekomen bij de analyses van de verschillen tussen beide stammen. Hierbij bleek immers, dat S- en W-gedrag bij het begin van de observatieperiode zeer frequent voorkwam en later afnam in functie van de tijd die de dieren in de nieuwe omgeving hadden doorgebracht. G- en L-gedragingen daarentegen namen toe in de tijd; F-reacties traden het meest frequent op in de midden-periodes.

Een tweede kenmerk met betrekking waarop de diverse gedragsvormen van elkaar kunnen verschillen is de mate van variabiliteit. Hiermee wordt bedoeld de mate, waarin een bepaalde gedragsvorm het optreden van andere gedragsvormen induceert. De informatie-theorie levert een goede methode om de mate van variabiliteit der vijf gedragsvormen – zoals hierboven gedefiniëerd – te bepalen. De redenering hierbij luidt als volgt:

veronderstel een waarnemer, die op een bepaald tijdstip t moet voorspellen welke gedragsvorm het dier zal vertonen op een volgend tijdstip $t + 10 \text{ sec}$. Wanneer er geen sequentie-afhankelijkheden optreden tussen de gedragsvormen zal zijn onzekerheid met betrekking tot het gedrag op tijdstip $t + 10 \text{ sec}$. niet afnemen, wanneer hij het gedrag van het dier kent op tijdstip t .

Zijn er echter sequentie-afhankelijkheden tussen de gedragingen, dan bestaat de mogelijkheid, dat zijn onzekerheid bij het voorspellen van het gedrag op tijdstip $t + 10 \text{ sec}$. geringer is, wanneer hij weet dat op tijdstip t gedragsvorm X optrad dan wanneer hij op dat tijdstip Y observeerde. Bestaan er geen sequentie-afhankelijkheden dan wordt zijn onzekerheid op ieder tijdstip bepaald door de waarschijnlijkheden van optreden van de vijf gedragsvormen. Bestaan er wel sequentie-afhankelijkheden, dan wordt zijn onzekerheid bepaald door de waarschijnlijkheid waarmee de gedragsvormen optreden *na* een bepaalde gedragsvorm. Zijn er verschillen in deze laatste waarschijnlijkheid, afhankelijk van de bepaalde gedragsvorm, die voorafging, dan zijn er tevens verschillen in onzekerheid van de waarnemer, wanneer hij weet welke gedragsvorm voorafging. Dit laatste impliceert dat er verschillen zijn in de mate van variabiliteit van de onderscheiden gedragsvormen.

Teneinde na te gaan in hoeverre eventuele significante verschillen gerepliceerd kunnen worden, vermelden we de analyses voor de vier groepen van dieren (S1 exp. – S3 exp. – S1 repl. – S3 repl.) afzonderlijk. Bovendien zullen we bij de bewerkingen alleen de data gebruiken van die dieren, waarbij de betrokken gedragsvorm ook voorkomt.

Tabel 21 geeft een overzicht van de onzekerheid, die een observator zou hebben, wanneer hij het gedrag moet voorspellen op tijdstip $t + 10 \text{ sec}$. terwijl hij geen weet had van het gedrag op tijdstip t . Uit de gegevens blijkt dat de onzekerheden in de vier groepen geen grote verschillen vertonen.

	\bar{X}	σ
S1 exp.	1,6107	0,3190
S3 exp.	1,6825	0,2387
S1 repl.	1,7577	0,2016
S3 repl.	1,5650	0,1591

Tabel 21. Gemiddelde onzekerheden uitgedrukt in bits van de onderzoeker bij het voorspellen van het gedrag op tijdstip $t + 10$ sec. zonder kennis van het gedrag op tijdstip t .

		S1 exp.		S3 exp.	
voorafgaande gedrag	N	\bar{X}	N	\bar{X}	
S	14	1,5110	14	1,2547	
W	12	1,1651	14	1,1971	
F	14	1,1811	14	1,3748	
G	14	0,9087	14	0,8561	
L	9	0,3837	6	0,6013	

Tabel 22. Gemiddelde onzekerheid van de waarnemer – uitgedrukt in bits – bij het voorspellen van het gedrag op tijdstip $t + 10$ sec., wanneer hij het gedrag op tijdstip t kent.

		S1 exp.		S3 exp.	
Cat	N	p	N	p	
S	14	NS*	14	<.005	
W	12	.01	14	<.005	
F	14	.005	14	<.01	
G	14	<.005	14	<.005	
L	9	<.005	6	.025	

* NS is $p > .025$

Tabel 23. Toetsing via de Wilcoxon toets, one-tailed (Siegel 1956) van de verschillen tussen de onzekerheden, die de waarnemer heeft wanneer hij het voorafgaande gedrag al dan niet kent, voor alle vijf gedragsvormen.

		S1 repl.		S3 repl.	
voorafgaande gedrag	N	\bar{X}	N	\bar{X}	
S	16	1,4727	15	1,3255	
W	16	1,3342	15	1,0443	
F	16	1,7114	15	1,4190	
G	16	1,0399	15	1,0406	
L	9	0,8407	0		

Tabel 24. Gemiddelde onzekerheid van de waarnemer, – uitgedrukt in bits – bij het voorspellen van het gedrag op tijdstip $t + 10$ sec. wanneer hij het gedrag op tijdstip t kent.

Cat.	N	S1 repl.		S3 repl.	
		p	N	p	
S	16	<.005	15	<.005	
W	16	<.005	15	<.005	
F	16	NS*	15	NS	
G	16	<.005	15	<.005	
L	9	<.005	0		

* NS is $p > .025$

Tabel 25. Toetsing via de Wilcoxon toets, one-tailed (Siegel 1956) van de verschillen tussen de onzekerheden, die de waarnemer heeft, wanneer hij het voorafgaande gedrag al dan niet kent voor de vijf gedragsvormen.

Berekening van de onzekerheid van de observator bij het voorspellen van het gedrag op tijdstip $t + 10$ sec. waarbij hij het voorafgaande gedrag kent, levert voor de vijf gedragsvormen waarden op, die grotendeels significant lager zijn dan de onzekerheden die de waarnemer heeft, wanneer hij het voorafgaande gedrag niet kent. Dit geldt zowel voor de twee groepen van het exploratieve onderzoek (tabel 22 en 23), als voor de S1's en S3's van de replicatie (tabel 24 en 25).

Uit de resultaten blijkt, dat het voorafgaan van W en G in alle vier groepen de onzekerheid reduceert; van S en L in drie van de vier groepen en van F in twee van de vier. Over het algemeen bestaan er dus sequentie-afhankelijkheden tussen de gedragsvormen.

Wat de verschillen tussen de waarden, bepaald op basis van de S1's van het exploratieve onderzoek en die welke gevonden werden bij dieren van dezelfde stam in de replicatie betreft, deze zijn voor drie van de vijf gedragsvormen niet significant. Eenzelfde vergelijking met betrekking tot de waarden, gevonden bij S3's van beide onderzoeken, levert enkel een significant verschil op bij het G-gedrag (tabel 26).

Cat.	S1 exp. - S1 repl.		S3 exp. - S3 repl.	
	U	p	U	p
S	102	NS*	93	NS
W	72	NS	75,5	NS
F	56	.02	94	NS
G	78	NS	65,5	<.10
L	20	<.10		

* NS is $p > .10$

Tabel 26. Toetsing via de Mann-Whitney U toets, two-tailed (Siegel 1956) van de verschillen tussen de in tabel 22 en 24 vermelde waarden met betrekking tot S1's en S3's van beide onderzoeken.

Voegen we nu de gegevens uit beide onderzoeken samen voor de S1's en S3's dan blijken er significante verschillen te bestaan tussen de gedragsvormen met betrekking tot de mate, waarin sequentie-afhankelijkheden optreden. (tabel 27)

S1 exp. + repl.				S3 exp. + repl.				
Cat.	<i>W</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>L</i>	<i>W</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>L</i>
S	<.0764	NS*	<.00003	<.005	<.0436	<.0344	<.00005	.025
W		<.0384	<.0139	<.01		<.0016	<.0375	NS
F			<.0005	<.005			<.00003	.025
G				<.025				NS

* NS is $p > .10$

Tabel 27. Toetsing via de Wilcoxon toets, one-tailed (Siegel, 1956) van de verschillen tussen de onzekerheden, die de observator heeft bij het voorspellen van het volgend gedrag, wanneer hij het voorafgaande gedrag kent, met betrekking tot de vijf gedragsvormen.

S-, W- en F-gedragingen blijken over het algemeen minder informatie te verschaffen m.b.t. het volgend gedrag dan G en L; ze zijn minder stereotyp dan de laatste. Rangordenen we bij ieder dier de vijf gedragsvormen op basis van de mate van onzekerheid, die wordt weggenomen, dan blijken de gevonden rangordes binnen ieder der vier groepen een coëfficiënt van concordantie te bezitten, die zeer significant is (tabel 28).

	<i>M</i>	<i>W</i>	<i>F</i>	<i>d.f.</i>	<i>p</i>
S1 exp.	14	0,510	13,53	3,9; 50,1	<.001
S3 exp.	14	0,580	17,95	3,9; 50,1	<.001
S1 repl.	16	0,504	15,24	3,9; 58,2	<.001
S3 repl.	15	0,703	33,14	3,9; 58,0	<.001

Tabel 28. Bepaling coëfficiënt van concordantie (*W*) (Moroney, 1957) met continuïteitscorrectie en toetsing naar significantie.

De coëfficiënt van concordantie met betrekking tot de rangordes, die gevonden werden door in ieder der vier groepen de gemiddelde weggenomen onzekerheid te bepalen voor ieder der vijf gedragsvormen, bedraagt 0,867. Ook deze is zeer significant ($F = 19,56$; $d.f. 3,5; 10,5$; $p < .001$). Er blijkt dus niet alleen binnen de groepen een grote mate van overeenkomst te bestaan tussen de individuele rangordes, maar ook tussen de groepen. Over alle groepen genomen blijkt *F* de minste informatie te verschaffen met betrekking tot het volgend gedrag; gevolgd door in rangorde *S*, *W*, *G* en *L*. De gedragsvorm *F* is het meest variabel; de gedragsvorm *L* het minste.

De mate van variabiliteit – op deze wijze bepaald – verwijst naar sequentie-afhankelijkheden. Deze sequentie-afhankelijkheden kunnen in principe twee vormen aannemen: ofwel een bepaalde gedragsvorm blijkt bij de volgende observatie nog steeds aanwezig, ofwel deze wordt zeer vaak gevolgd door een bepaalde andere. Een analyse van de eerste van beide mogelijkheden verschaft een verdere specificatie met betrekking tot de mate van variabiliteit van de onderscheiden gedragsvormen. De vraag hierbij is, gedurende hoeveel opeenvolgende observaties ieder der gedragsvormen gemiddeld aanwezig is. Met andere woorden: hoelang blijft een bepaalde gedragsvorm gemiddeld voortbestaan. Bij de bepaling van deze tijdsduur werden alleen de gegevens van die dieren gebruikt, waarbij de gedragsvorm ook voorkomt.

De tijdsduur, waarover de gedragsvormen aanwezig blijven, blijkt voor de onderscheiden gedragsvormen zeer aanzienlijk te verschillen. Dit geldt zowel voor de gegevens van het exploratieve onderzoek als voor die van de replicatie (tabel 29).

	Exploratieve onderzoek				Replicatie-onderzoek			
	S1		S3		S1		S3	
Cat.	<i>N</i>	\bar{X}	<i>N</i>	\bar{X}	<i>N</i>	\bar{X}	<i>N</i>	\bar{X}
S	14	2,6	14	3,6	16	2,6	15	3,3
W	12	1,2	14	1,2	16	1,1	15	1,1
F	14	1,3	14	1,7	16	1,8	15	2,3
G	14	5,5	14	5,3	16	4,5	15	4,0
L	9	3,3	6	6,2	9	6,9	0	

Tabel 29. Gemiddeld aantal opeenvolgende observaties waarbij een bepaalde gedragsvorm werd geconstateerd.

Vergelijken we bij S1's de gemiddelde lengten der gedragsvormen, gevonden bij het exploratieve onderzoek met die afkomstig van de replicatie, dan blijken de verschillen niet significant, met uitzondering van F. (Mann-Whitney U toets; $U = 48$; $p < .02$). Eenzelfde vergelijking bij de S3's van beide onderzoeken levert geen significante verschillen op.

Voegen we de gegevens van de beide onderzoeken samen voor de S1's en S3's afzonderlijk, dan blijken er grote verschillen in lengte te bestaan tussen de verschillende gedragsvormen, die grotendeels zeer significant zijn (tabel 30).

Cat.	S1				S3			
	<i>W</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>L</i>	<i>W</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>L</i>
S	<.00003	<.00011	<.00003	NS*	<.00003	<.00016	<.0179	NS
W		<.0049	<.00003	<.005		<.00003	<.00003	NS
F			<.00003	<.025			<.00003	NS
G				NS				NS

* NS is $p > .025$

Tabel 30. Toetsing via de Wilcoxon toets, one-tailed (Siegel, 1956) van de verschillen in lengte tussen de vijf gedragsvormen bij S1's en S3's.

W blijkt in beide groepen de kortste duur te vertonen; gevolgd door in volgorde van lente: F, S, G, en L. Alleen de lengte van L blijkt niet significant te verschillen van die der andere gedragsvormen. Dit is te begrijpen, als men bedenkt dat als L optreedt dit meestal gebeurt in de laatste minuten van de observatieperiode.

Een ander gegeven, dat kan bijdragen tot een beter begrip van de gedragsvormen, is de mate waarin de gedragsvormen gevolgd worden door F. Zoals eerder gezegd, treedt F-gedrag op als reactie op storende geluiden of bewegingen uit de omgeving. De vraag is nu of het bezig zijn met het ene gedrag meer predisponeert tot het vertonen van F-gedrag naar aanleiding van deze storingen dan het andere. Daar S- en G-gedrag het grootste deel van de activiteit van het dier in beslag nemen, leek het ons zinvol na te gaan hoe groot de kans was voor beide gedragsvormen, dat ze gevolgd werden door F-gedrag. Berekend werden de percentages van voorkomen van de sequenties S-F (I) en G-F (II). Deze blijken bij alle vier de groepen aanzienlijke verschillen te vertonen, die alle significant zijn (tabel 31).

Groepen	I	II	T	p
S1 exp.	13,4%	3,4%	5	<.005
S3 exp.	11,0%	3,2%	1	<.005
S1 repl.	22,9%	6,4%	0	<.005
S3 repl.	13,6%	8,1%	19	<.01

Tabel 31. Toetsing via Wilcoxon toets, one-tailed (Siegel 1956) van verschillen tussen I en II bij de S1's en S3's van het exploratieve onderzoek en de replicatie afzonderlijk.

S-gedrag wordt veel vaker gevolgd door F dan G-gedrag. Nemen we aan dat de storende invloeden, die F-gedrag kunnen veroorzaken, gelijkelijk over de observatieperiode verdeeld zijn, dan impliceert dit, dat wanneer een dier bezig is met G het minder gauw op zulke storende invloeden reageert met F-gedrag dan wanneer het bezig is met S.

Voegen we nu de gevonden kenmerken samen: S en W zijn gedragingen, die vooral optreden, wanneer het dier pas in een nieuwe situatie is geplaatst. Naarmate het dier langer in deze situatie verblijft, nemen S en W meer en meer af en G en L toe. De kans op F-reacties is het grootste in de midden-perioden. S, W en F blijken gedragingen te zijn met een grotere mate van variabiliteit dan G en L. Het voorspellen van het gedrag op basis van voorafgaand gedrag is moeilijker, wanneer dat voorafgaand gedrag S, W en F is dan wanneer het G of L blijkt te zijn. Althans een deel van de verschillen in variabiliteit ontstaat door het feit, dat G en L veel langer in de tijd blijven voortbestaan dan S, W en F. Bovendien is dan de kans dat S gevolgd wordt door F-gedrag veel groter dan de kans dat G gevolgd wordt door dit gedrag.

5.2 De locomotorische activiteit

Met betrekking tot de locomotorische activiteit is het interessant na te gaan of er een samenhang bestaat tussen LMR, doorlopen afstand en de hoeveelheid alternaties. Behalve voor zeer extreme waarden, die in onze onderzoeken overigens niet gevonden werden, is een dergelijke samenhang niet noodzakelijk. Om een kleine LMR te verkrijgen hoeft een dier niet veel te lopen en te alterneren; het kan systematisch veld voor veld afwerken en pas een veld verlaten, wanneer het er enige tijd – in aantal observaties uitgedrukt – heeft doorgebracht. Anderzijds kan een dier met een grote LMR een grote afstand doorlopen en wel in het geval, dat het b.v. slechts twee velden bezoekt, die ver uit elkaar liggen, (b.v. twee velden, die diagonaalsgewijze tegenover elkaar liggen) en het daarbij vaak alterneert.

Wanneer een dier ieder veld gedurende een observatie bezoekt en na 36 observaties weer van voren af aan begint, zal het wanneer het bij opeenvolgende waarnemingen steeds in een aangrenzend veld aangetroffen wordt, een groot aantal alternaties vertonen en een geringe afstand doorlopen. Een groot aantal alternaties impliceert niet een grote doorlopen afstand en deze op zijn beurt niet een kleine LMR. Een grote LMR houdt op zijn beurt geen klein aantal alternaties in en een kleine doorlopen afstand.

Berekenen we nu de intercorrelaties tussen LMR, alternaties en doorlopen afstand bij de vier groepen afzonderlijk, dan blijkt er empirisch een grote samenhang tussen deze variabelen te bestaan (tabel 32). Aantekening verdient hierbij wel, dat de correlaties berekend werden op een gering aantal dieren. Voor beide stammen geldt dat een grote doorlopen afstand een kleine LMR en een groot aantal alternaties betekent. S1's vertonen eenzelfde patroon van locomotorische activiteit als S3's.

	S1 exp.		S3 exp.		S1 repl.		S3 repl.	
	DA	A	DA	A	DA	A	DA	A
LMR	— .976	— .939	— .822	— .837	— .899	— .951	— .744	— .823
DA		+ .919		+ .879		+ .965		+ .944

Tabel 32. Interrelaties (Bravais Pearson's r ; de Jonge en Wielenga, 1953) tussen de mate van locomotorredundantie (LMR), doorlopen afstand (DA) en aantal alternaties (A) bij de S1's en S3's van het exploratieve onderzoek en de replicatie.

Een tweede punt, dat de aandacht verdient is de relatie tussen afgelegde afstand en tijd, door het dier in de observatieruimte doorgebracht. Berekenen we de doorlopen afstand in ieder van de vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten, dan blijkt deze bij alle vier groepen af te nemen in functie van deze tijd (tabel 33). Het verschil tussen de gemiddelde doorlopen afstand in de eerste twee periodes en die in de laatste drie is bij alle groepen significant (tabel 34).

Groepen	1e periode	2e periode	3e periode	4e periode	5e periode
S1 exp.	53,4	25,8	23,3	13,6	6,0
S3 exp.	77,9	65,6	43,2	32,1	24,6
S1 repl.	52,1	38,7	22,9	10,8	17,0
S3 repl.	73,7	59,7	50,5	34,3	20,3

Tabel 33. Gemiddeld doorlopen afstand in vijf opeenvolgende periodes van vijf minuten bij S1's en S3's van het exploratieve onderzoek en de replicatie.

Groep	\bar{X}_1	\bar{X}_2	T	D
S1 exp.	39,6	14,3	0	< .005
S3 exp.	71,7	33,3	0	< .005
S1 repl.	45,4	16,9	0	< .005
S3 repl.	66,7	35,0	0	< .005

Tabel 34. Toetsing via Wilcoxon toets, one-tailed (Siegel 1956) van de verschillen in gemiddeld doorlopen afstand in de eerste twee periodes (\bar{X}_1) en die in de laatste drie (\bar{X}_2), bij S1's en S3's van het exploratieve onderzoek en de replicatie.

Het eerder gevonden significante verschil tussen beide stammen m.b.t. de in de gehele observatieperiode doorlopen afstand, blijkt zowel te bestaan in de eerste twee periodes als in de laatste drie (tabel 35).

vergelijking	variabele	U	p
S1 exp. — S3 exp.	\bar{X}_1	25	< .001
S1 exp. — S3 exp.	\bar{X}_2	27	< .001
S1 repl. — S3 repl.	\bar{X}_1	71,5	< .05
S1 repl. — S3 repl.	\bar{X}_2	57,0	< .01

Tabel 35. Toetsing via Mann-Whitney U toets (Siegel, 1956) van de verschillen tussen S1's en S3's m.b.t. \bar{X}_1 en \bar{X}_2 .

Vatten we de gegevens samen m.b.t. de locomotorische activiteit. Een kleine locomotor-redundantie is hoog gecorreleerd met een grote doorlopen afstand en een groot aantal alternaties. De doorlopen afstand neemt af in functie van de tijd, die het dier in de nieuwe omgeving heeft doorgebracht.

§ 6. *Het exploratieve gedrag*

6.1 Literatuurgegevens met betrekking tot de vijf gedragsvormen en de mate van variabiliteit

De diverse gedragsvormen die een rat vertoont in een nieuwe situatie, zijn tot op heden nagenoeg niet bestudeerd. De informatie die men daarover uit de psychologische literatuur kan verkrijgen, is dan ook uitermate beperkt. Bindra en Blond (1958) vonden, dat er een successieve afname van de frequenties van W en S en een toename van de frequentie van G optreedt, wanneer ratten op opeenvolgende dagen gedurende vijftien minuten in dezelfde observatie-ruimte worden geplaatst. Hun bevindingen komen overeen met de onze: naarmate een rat langer in een bepaalde ruimte verblijft nemen W en S af en G toe.

In een onderzoek naar het gedrag van ratten in de "startbox", vond Bindra (1963) dat korte latentietijden gepaard gingen met een hoge frequentie van rechtop gaan staan en snuffelen in de startbox, lange latentietijden daarentegen met "grooming" en doodstil zitten. "Non-reinforcement" in het leerexperiment leidde tot een afname van het rechtop gaan staan en snuffelen en een toename van "grooming" in de "startbox"; afname van de "drive" deed G toenemen; straf tenslotte verhoogde ofwel de frequentie van doodstil zitten ofwel die van G. Dat afname van de "drive" resulteert in een toename van G werd ook geconstateerd door Bindra en Mendelson (1963). Verder vonden Claus en Bindra (1960) in een onderzoek naar het effect van een nieuwe omgeving op een geleerde response, dat, naarmate de graad van nieuwigheid van de situatie groter was, de frequentie van gedragingen als lopen, rechtop gaan staan en klimmen toenam. Bovendien bleek er met een toenemende nieuwigheid van de situatie een progressieve afname van de geleerde response op te treden.

Dashiell (1925) en Buytendijk (1931) constateerden, dat ratten, geplaatst in een nieuwe omgeving, in deze onmiddellijk begonnen snuffelend rond te lopen zonder het in deze ruimte aanwezige voedsel te eten, ofschoon de ratten gedurende vierentwintig uur voor het onderzoek niet gegeten hadden. Het blijkt telkens, dat een nieuwe omgeving de frequentie van S en W doet toenemen, en dat G toeneemt als er niets interessants meer te beleven valt.

In tegenspraak tot deze resultaten staan de gegevens van een onderzoek van Bindra en Spinner (1958). In dit onderzoek werden dertig ratten ieder afzonderlijk gedurende drie dagen geplaatst in kooien waarvan de vloer gemaakt was van hout en de wanden en het dak van ijzergaas. Tegen drie van de wanden waren aan de buitenkant van het ijzergaas zwarte kartonnen platen aangebracht. Na deze periode verdeelden de onderzoekers de ratten in drie groepen (N-1, N-2, N-3). De ratten van groep N-1 werden gebracht in kooien van dezelfde vorm als waarin ze in de voorgaande periode geleefd hadden, met dit verschil dat de drie wanden nu bedekt waren met zwart-wit gestreepte kartonnen platen. Bij de ratten van groep N-2 werd bovendien de houten vloer bedekt met aluminiumgaas. Groep N-3 tenslotte werd in dezelfde situatie gebracht als N-2, met dit verschil dat bij deze groep een "witte ruis" van ± 73 decibel werd geïntroduceerd. In deze nieuwe kooien werden de dieren gedurende vijftien minuten geobserveerd via een time-sample methode. Het bleek, dat de score van S het hoogste was in groep N-1 en het laagste in N-3; G was het hoogste in N-3 en het laagste in N-1.

Een vergelijking van de frequenties van optreden der diverse gedragsvormen tussen de eerste drie en de laatste drie minuten van de observatieperiode leverde de volgende resultaten op: in alle drie condities vond er meer S en W plaats in de eerste periode dan in de laatste; voor alle condities gold, dat er minder G optrad in de eerste drie minuten dan in de laatste drie; bovendien bleek er minder F op te treden in de eerste periode dan in de laatste in de condities N-2 en N-3.

Overziet men het geheel van resultaten van dit onderzoek, dan valt een merkwaardige inconsistentie op. De meest nieuwe situatie (N-3) roept meer G op dan situatie N-1 en minder S dan deze. Men zou geneigd zijn op basis hiervan te concluderen dat G een typische "novelty" reactie is. Aan de andere kant echter blijft in iedere conditie een toename van G naarmate het dier langer in de situatie verblijft, terwijl de frequentie van S in functie van deze tijd afneemt. Men krijgt de indruk dat in dit geval S een "novelty" reactie is. Terwijl de resultaten binnen iedere situatie congruent zijn met de resultaten van onze onderzoeken, blijkt dit niet het geval wanneer men de verschillen tussen de condities in het oog neemt. Bij een nadere analyse van deze resultaten blijkt echter, dat er alleen een significant verschil bestaat tussen conditie N-1 en N-3. De mogelijkheid bestaat dat de introductie van de witte ruis debet is aan dit significante verschil. Een verklaring van dit verschil zou dan gelegen kunnen zijn in een slaap-verwekkend effect of een habituatie-effect van deze ruis.

Met betrekking tot F-gedrag maakt Munn (1950) een onderscheid tussen "freezing" van de rat in aanwezigheid van katten (Giffith, 1919, 1920; Curti 1935, 1942) en "freezing" in een voor de rat vreemde omgeving (Riess 1945, 1946a, b; Nissen, 1946). Hij geeft echter niet aan volgens welke criteria hij deze indeling maakt. In beide situaties wordt het gedrag van de rat gekenmerkt door een volledige immobiliteit en een gespannen houding.

Riess observeerde dat ratten, die in groepen van zes in kooien leefden, meer "freezing" vertoonden in een nieuwe omgeving dan ratten, die ieder apart in kooien gehuisvest waren. Het bleek verder dat "freezing" vooral voorkwam bij ratten, die in de groep een submissieve rol speelden. Op basis van deze gegevens concludeert Riess dat "freezing" het gevolg is van een bepaalde sociale factor. In een kritische noot m.b.t. de onderzoeken van Riess merkt Nissen terecht op, dat de gevonden resultaten hoogstens wijzen op de mogelijkheid, dat sociale factoren medebepalend zijn voor het optreden van "freezing".

In zijn "Handbook of psychological research on the rat" noemt Munn (1950) grooming slechts één keer en wel enkel als een vorm van sociaal gedrag. Dit is uiterst merkwaardig, als men bedenkt dat een groot deel van de activiteit van de rat bestaat in grooming.

Barnett (1963) rekent grooming tot de "fixed action patterns" of "stereotyped movements". Hij geeft een beschrijving van het optreden van deze gedragsvorm bij een wakker wordende wilde rat: "Eyes open. Rises and stretches. Licks hands; washes behind ears, continuing to lick hands at intervals. Licks fur of back, flanks, abdomen. Licks hind toes, scratches with them; licks, scratches, licks, scratches . . .; hind toes scratch flank and belly from front to back. Licks genitalia. Licks tail, holding it in hands. Licks hind legs, holding them in hands. Bites fur". (p. 103). Deze gedragsvorm schijnt volgens hem niet van behoeften af te hangen: "The animal does not wait until there are parasites or dirt in its hair" (p. 104). Hij is niet afhankelijk van externe stimuli. Bolles (1960) trachtte in een serie meer systematisch opgezette observaties iets meer over grooming te weten te komen. Hij vond, dat grooming bij ratten drie vormen aanneemt:

1: het likken van de vacht, 2: het krabben met een achterpoot, 3: het wassen van de snuit met de beide voorpoten.

Ieder van deze vormen van grooming is stereotyp. De rat zal b.v. nooit zijn gezicht wassen met slechts één voorpoot. Grooming komt het meest voor in de periode voor het slapen gaan. Een toedienen van stimulatie heeft tot gevolg een afname van de frequentie van grooming. Geplaatst in een nieuwe omgeving, begint de rat pas na geruime tijd G-gedrag te manifesteren. "Fear arousal" onderdrukt grooming grotendeels. Uit een vergelijking van "handled" dieren met "non-handled" blijkt, dat de eerste veel meer G-gedrag vertonen dan de laatste. Uit de beide laatste gegevens besluit Bolles, dat men "grooming" niet kan beschouwen als een typische "novelty reaction" of een uitdrukking van angst.

Op basis van zijn resultaten formuleert hij de volgende hypothese: "Grooming is a form of activity that occurs *after* other kinds of directed behavior have occurred. According to this hypothesis, some type of grooming may be expected after an animal has eaten, drunk, explored, manipulated novel objects, or been frightened. It is not proposed that all grooming occurs under these conditions; grooming also occurs when animals prepare for sleep, or are bitten by fleas" (p. 310).

Met betrekking tot de variabiliteit van het gedrag levert een experiment van Jagoda en D'Amato (1960) interessante informatie. Zij vonden dat ratten, geplaatst in een Y-vormige observatieruimte, waarvan de armen volledig gelijkvormig waren, een sterke neiging vertoonden tot "response repetition"; bij hun exploreren gingen zij op een opvallend stereotype wijze te werk. Walker et al. (1955a, b, c) toonden daarentegen aan, dat in een T-vormige doolhof ratten tenderen tot alternatie-gedrag in plaats van "response-repetition", wanneer de armen van de doolhof verschillen in stimulus-eigenschappen. Wanneer differentiërende cues aanwezig zijn, wordt de variabiliteit van het gedrag groter.

Het lijkt gerechtvaardigd op basis van de gegevens uit de literatuur en die, verkregen uit onze eigen onderzoeken, de volgende inferentie te maken met betrekking tot het gedrag van de rat in een nieuwe omgeving. Wanneer het dier wordt gepaast in een voor hem nieuwe omgeving, vertoont het een grote mate van alertheid, die zich uit in S- en W-gedrag. Deze gedragingen zijn er op gericht informatie in te winnen met betrekking tot de ruimte, waarin het dier zich bevindt. Naarmate de nieuwheid van de omgeving geringer wordt, neemt de mate van alertheid van het dier af en gaat het een vorm van "non-directed" gedrag (Bolles 1960) vertonen, met name G en L. Omdat de variabiliteit van het gedrag afhangt van de gedifferentieerdheid van de stimuli en daarmee van de relatieve nieuwheid van deze, zullen in de loop van de tijd de meer variabele gedragingen (S en W) overgaan in minder variabele (G en L).

Een argument voor de opvatting, dat de mate van alertheid van het dier afneemt in functie van de tijd die het in de nieuwe omgeving heeft doorgebracht, vormt het feit dat S-gedrag meer kans heeft gevolgd te worden door "freezing" (F) dan G. Als F-gedrag de uitdrukking is van angst en deze wordt teweeggebracht door storende prikkels van verschillende intensiteit uit de omgeving, dan mag men verwachten dat een alert dier, dat gericht is op het verwerven van informatie uit de "Umwelt", deze prikkels vaker zal waarnemen dan een weinig alert dier en dus vaker met F-gedrag zal reageren.

6.2 Exploratief gedrag en latent leren

Dat ratten in een nieuwe omgeving inderdaad informatie vergaren met betrekking tot deze omgeving blijkt uit een hele serie van zg. "latent learning" experimenten (Hilgard 1956). Een eerste onderzoek met betrekking hiertoe is afkomstig van Blodgett (1931). Hij liet hongerige ratten gedurende enige dagen een doolhof exploreren, waarin zich geen voedsel bevond. Introductie, na deze periode, van voedsel in de doolhof leidde

tot een plotselinge afname van fouten. Deze afname was significant groter dan die welke een controlegroep, die wel beloond werd in de doolhof, op een van de voorafgaande dagen vertoonde. In een soortgelijk experiment vonden McCorquodale en Meehl (1951) dat ratten leerden de doodlopende gangen te vermijden, zonder dat er sprake was van enige vorm van beloning.

Een zeer overtuigend experiment met betrekking tot "latent learning" stamt van Muenzinger en Conrad (1954). Zij lieten een aantal ratten onder voedseldeprivatie een verschillend aantal malen een doolhof doorlopen waarin zich in de "goalbox" geen voedsel bevond. Vervolgens introduceerden ze bij de helft van de dieren in dezelfde doolhof voedsel en bij de andere helft in een doolhof, die het spiegelbeeld vormde van de originele. Het bleek, dat er twee vormen van leren optraden: in de eerste plaats een soort van vertrouwd raken met de doolhof ("maze-wisdom") en in de tweede plaats "latent learning" van de juiste weg. Dit laatste bleek hieruit, dat de dieren die hun beloning kregen in de originele doolhof minder fouten maakten dan de dieren die in de spiegelbeeld-doolhof werden getest. De enige verklaring hiervoor is dat er "negative transfer" optrad en dit vormt een bewijs, dat leren had plaatsgevonden. Dat er in "latent learning" sprake is van twee factoren, wordt bevestigd door een onderzoek van Kimball, Kimball en Weaver (1953). De onderzoekers vonden dat "latent learning" niet te herleiden is tot een afname van de exploratie alleen, maar dat er daarnaast positief iets geleerd wordt.

Dieren, die geplaatst worden in een nieuwe omgeving, vertonen dus een gericht gedrag. De nieuwigheid van de situatie roept een gedrag op, dat er op gericht is informatie te verwerven met betrekking tot deze situatie. Er is geen sprake van random-activiteit, die ongericht is.

6.3 De "exploratory drive"

De vraag is nu, welke de kenmerken zijn van dit exploratieve gedrag. Is het een niet aangeleerd gedrag; is het de manifestatie van een "drive"; en zo ja, wat is dan de beloning; wat brengt het dier er toe na enige tijd op te houden met exploreren?

Dember en Earl (1957) brengen gedragscategorieën als exploratie en nieuwsgierigheid onder een noemer nl. *attention*. "Functionally, this behavior brings the organism into contact with certain portions of its environment rather than others" (p. 91). Onder "attention" verstaan zij ieder gedrag, dat uitloopt op een contact tussen het organisme en geselecteerde delen van zijn omgeving. De stimuli, die het object van de aandacht zijn, noemen ze "goal-stimuli". Deze moeten onderscheiden worden van de "means-end stimuli", die gebruikt worden bij het bereiken van de "goal-stimuli". In de psychologie heeft de bestudering van de "means-end stimuli" altijd een veel grotere plaats ingenomen dan die van de "goal-stimuli".

Welke zijn nu de "goal-stimuli" bij het exploratieve gedrag? Een experiment van Dember (1956) geeft hierop een antwoord. Hij plaatste ratten in de "verticale" arm van een T-vormige doolhof, waarvan de twee "horizontale" armen van verschillende helderheid waren nl. zwart en wit. Een glazen plaatje verhinderde de dieren de horizontale armen binnen te treden. Na vijftien minuten werden de dieren uit de ruimte gehaald; beide horizontale armen werden nu vervangen door armen van eenzelfde helderheid (wit of zwart), de glazen plaatjes werden verwijderd en vervolgens werden de dieren weer in de doolhof geplaatst. Zeventien van de twintig ratten traden de arm binnen die van helderheid veranderd was. Dit resultaat is zeer significant (p. <.001).

Levine, Staats en Frommer (1958) konden de gegevens niet repliceren; Walk (1960) daarentegen wel. Bovendien vond deze, dat zowel in het donker als in het licht opgegroeide ratten deze preferentie voor de veranderde arm vertoonden. Uit een vergelij-

king van het gedrag van deze dieren met die van een controlegroep, welke in de eerste periode geconfronteerd werd met zwart gemaakte plaatjes, bleek dat visuele stimulatie gedurende de eerste fase een noodzakelijke voorwaarde vormde voor het optreden van het "stimulus change effect". Dat er geen verschillen gevonden werden tussen de in verschillende situaties opgegroeide dieren, pleit voor de "unlearned basis" van exploratief gedrag en nieuwsgierigheid.

Het blijkt dus dat er stimuli zijn, die het gedrag enkel en alleen beïnvloeden omdat ze nieuw zijn. Wat brengt het organisme er nu toe deze stimuli op te zoeken? McDougall (1908) creëert in antwoord op deze vraag een instinct, het zg. "instinct of curiosity". Volgens hem ligt ditzelfde instinct ten grondslag aan de speculatieve en wetenschappelijke drijfveren van de mens. Shand (1914) beschouwt nieuwsgierigheid als een "primary emotion", bestaande uit "a single impulse to know, instinctively governing and sustaining the attention, and evoking those bodily movements, which will enable us to gain a fuller acquaintance with its object" (p. 438 e.v.).

Holt (1931) brengt "exploratie" onder in zijn algemene principe van "adience". Deze "adience" is een ingeboren neiging van het organisme om iedere stimulus op te zoeken. Exploratie is dan volgens hem random-beweging, waarbij deze approach-reactie volgehouden wordt. Deze random-bewegingen worden daarbij beperkt tot het verkennen van het oppervlak van het stimulusobject. Volgens Taylor (1949) moet de neiging tot exploreren beschouwd worden als een "secondary drive". Stimuli, die in het verleden vaak geassocieerd werden met "need-reduction", nodigen meer tot exploreren uit en dit gedrag ondergaat daarbij een "secondary reinforcement". Het eerder genoemde onderzoek van Walk (1960) spreekt deze opvatting echter tegen.

Wat aan ieder van de hierboven gegeven theorieën gemeenschappelijk is, is de opinie dat aan het exploreren een drijfveer ten basis ligt. Het dier ervaart een behoefte en tracht deze te stillen. Als deze behoefte er is, zal het dier bereid zijn moeilijkheden te overwinnen om ze te bevredigen. Het aanwezig blijven van een bepaalde tendens in de aanwezigheid van hinderpalen vormt een index voor de sterkte van het gemotiveerd zijn.

Nissen (1930) gebruikte dit principe om na te gaan of exploratief gedrag inderdaad gemotiveerd gedrag is. Hij plaatste ratten in een kleine ruimte, die via een gang verbonden was met een doolhof, die allerlei voorwerpen bevatte. In het gangetje bevond zich een geëlectriceerde rooster. Het bleek, dat ratten de rooster vaker passeerden bij aanwezigheid van de "goal stimulus" (de doolhof) dan bij afwezigheid. Het verschil bleek echter niet significant.

Een andere aanpak stamt van Montgomery (1954). Hij gaf twaalf ratten achtenveertig trials in een Y-vormige doolhof, waarvan een arm doodliep en de andere toegang gaf tot een grote Dashiell-doolhof. Na vierentwintig trials werden de plaatsen van de Dashiell-doolhof en de doodlopende gang omgewisseld. Het bleek, dat gedurende de eerste vierentwintig trials de dieren leerden de arm in te gaan, die leidde naar de doolhof, en dat na de omwisseling de dieren ook hun keuzen omkeerden. De latentietijd nam in de loop van de trials progressief af. Montgomery komt op basis van deze gegevens tot de conclusie, dat leren plaatsvindt en dat dit gebaseerd is op de "exploratory drive"; vervolgens, dat nieuwe prikkels kunnen dienen als "reinforcing agent" en tenslotte dat het mechanisme dat aan deze vorm van "reinforcement" ten grondslag ligt op een toename in plaats van een afname in de sterkte van deze "drive" berust. Deze conclusies werden bevestigd in een experiment van Montgomery en Segall (1955), waarbij ratten een zwart-wit discriminatie probleem moesten oplossen met als beloning: een minuut exploreren in een doolhof van het Dashiell-type. Thompson en Solomon (1954) vonden daarenboven, dat nieuwsgierigheid een voldoende motivatie vormt bij ratten om eenvoudige vorm-discriminaties te maken.

Levin en Forgays (1960) toonden aan dat verandering van de sensorische input kan werken als een reinforcer voor eenvoudig doolhofgedrag. Zij trainden ratten op een links-rechts discriminatie in een donkere T-vormige doolhof. Het binnengaan van de correcte arm resulteerde in het gaan branden van een lampje op het kruispunt van de horizontale en verticale balk van de T. Door de lengte van het tijdsinterval tussen het binnentreden van de correcte arm en het aangaan van het lampje te variëren, vonden zij bovendien dat "delay of reinforcement" leidde tot een vertraging van het leren op dezelfde wijze als het geval is bij het gebruiken van primaire "reinforcers" als water of voedsel.

Het lijkt gerechtvaardigd op basis van de bovengenoemde resultaten de hypothese te formuleren, dat er zo iets bestaat als een "exploratory drive" en dat als "reinforcing agent" daarbij dient de nieuwheid van de stimulus. Berlyne (1950, 1955) stelt voor deze "drive" te noemen "perceptual curiosity" en hij formuleert twee postulaten, die als grondslag kunnen dienen voor een theorie van het exploratieve gedrag; a) "when a novel stimulus affects an organism's receptors, there will occur a drive-producing response (curiosity)", en b) "as a curiosity-arousing stimulus continues to affect an organism's receptors, curiosity will diminish" (1955, p. 238). In een serie onderzoeken, die er op gericht waren zijn theorie een empirische grondslag te geven, vond hij o.a.:

1. dat ratten meer tijd besteden aan het onderzoeken van een nieuwe stimulus dan aan het onderzoeken van stimuli, waarmee zij al vertrouwd waren gemaakt.
2. dat ratten, wanneer zij stimuli voor de tweede maal ontmoeten, minder tijd aan het onderzoeken daarvan besteden.
3. dat een deel van de omgeving, dat talrijke en complexe stimuli bevat, meer wordt verkend dan een deel, dat maar weinig en eenvoudige prikkels bevat.
4. dat er een permanente afname optreedt in het exploreren na de eerste confrontatie van het dier met de nieuwe situatie.

6.4 De mate van activatie in relatie tot "novelty"

Bindra (1959) wijst er op, dat uit een reeks onderzoeken gebleken is, dat de nieuwheid of vreemdheid van een situatie over het algemeen leidt tot verhoging van het zg. "level of arousal" van een dier. "Arousal" is daarbij een gedragsdimensie die wordt gekarakteriseerd naar begrippen als slaap, kalmte, wakker zijn, aandachtig zijn en geëxciteerd zijn. Het is een dimensie, die aangeeft in welke mate het organisme gevoelig is voor prikkels uit de omgeving. In een toestand van slaap is deze gevoeligheid uitermate gering, in een toestand van geagiteerd zijn daarentegen zeer groot. De terminologie van deze dimensie beperkt zich overigens niet tot het begrip "arousal".

In haar uitgebreide studie "Activation and behavior" prefereert Duffy (1962) het begrip activatie. Terwijl het begrip arousal de gevoeligheid van het organisme voor prikkels uit de buitenwereld bedoelt, verwijst het begrip activatie meer naar de reageerbaarheid van het organisme met betrekking tot deze prikkels. "The level of activation of the organism may be defined, then, as the extent of release of potential energy, stored in the tissues of the organism, as this is shown in activity or response" (p. 17). "The degree of significance of a situation, as opposed to the nature of its significance (i.e. the direction it produces in behavior) may be defined as the degree of activation or arousal occurring in the situation when all factors affecting activation except the incentive-value or threat-value of the situation are held constant" (p. 9).

Op basis van een aantal onderzoeken concludeert Duffy, dat – tot op zekere hoogte – een hoger "level of activation" samengaat met een verhoogde sensorische sensitiviteit. Met andere woorden: een verhoogde "arousal" of activatie leidt er toe, dat zwakke

prikkels gemakkelijker worden waargenomen. Wanneer we nu deze conclusie relateren aan het door ons geobserveerde feit, dat S-gedrag gemakkelijker onderbroken wordt door "freezing" dan G-gedrag, dan kunnen we met een grote mate van waarschijnlijkheid stellen, dat het "level of activation" bij S-gedrag hoger ligt dan bij G-gedrag. Het eerder door ons gehanteerde begrip "mate van alertheid" kan derhalve vervangen worden door het begrip "mate van activatie".

Overzien we nu de gegevens, dan lijkt het vermoeden gewettigd dat ratten, geplaatst in een nieuwe omgeving, ten aanzien van de voor hen nieuwe prikkels een "drive-producing response" ontwikkelen, die gepaard gaat met een verhoogde mate van *arousal* of activatie. Deze verhoogde mate van activatie manifesteert zich in S- en W-gedrag. Wanneer deze nieuwe prikkels aanwezig blijven, treedt er een afname op van de "drive-producing response", samen met een afname van de activatie. Deze verlaging van de activatie manifesteert zich in een toename van de waarschijnlijkheid van optreden van G- en L-gedrag.

6.5 Het alternatiegedrag

De volgende vraag is nu, waarin de nieuwigheid van een prikkel bestaat; of beter nog, wat het organisme er toe brengt nieuwe prikkels op te zoeken. Een eerste antwoord op deze vraag kan gevonden worden in die onderzoeken, die zich bezighouden met een specifieke vorm van exploratief gedrag nl. het zogenaamde alternatiegedrag. Wanneer een rat wordt geplaatst in een T-vormige doolhof, zal hij bij opeenvolgende trials een tendens vertonen de bij de voorgaande trial binnengegane arm van deze doolhof te vermijden (Tolman 1925; Dennis, 1935, 1939; Dennis en Sollenberger, 1934). Deze tendens treedt zowel op als er in beide armen een vorm van beloning (voedsel, drinken) aanwezig is, als ook wanneer in beide armen geen beloning voorhanden is. In een kritisch overzicht van onderzoeken met betrekking tot dit alternatiegedrag onderzocht, wijst Solomon (1948) er op, dat het achtste postulaat van Hull toepasbaar is bij de verklaring van de alternatietendens. Dit postulaat van Hull luidt als volgt:

"Whenever a reaction (R) is evoked in an organism there is created as a result a primary negative drive (D); a) this has an innate capacity (I_R) to inhibit the reaction potentiality (sE_R) to that response; b) the amount of net inhibition (I_R) generated by a sequence of reaction evocations is a simple linear increasing function of the number of evocations (n); and c) it is a positively accelerated increasing function of the work (W) involved in the execution of the response; d) reactive inhibition (I_R) spontaneously dissipates as a simple negative function of time (t^{111})" (Hull 1943, p. 300).

Dit betekent dat de rat alterneert, omdat er een inhibitie optreedt ten aanzien van de eerder door hem gemaakte response. Met andere woorden: de rat gaat naar het nieuwe, omdat hij het oude wil vermijden. Inderdaad konden Zeaman en House (1951) aantonen, dat het percentage ratten, dat alterneerde toenam in functie van het aantal gedwongen trials naar één kant, en bovendien dat het percentage alternaties afnam als een negatief versnelde functie van de tijdsduur, verlopen tussen tien gedwongen trials naar een kant en de hertestings.

Experimenten van Glanzer (1953a) en Walker et al. (1955b, c) doen echter twijfel rijzen aan de geldigheid van deze "response-oriented" theorie van het alternatiegedrag. Door gebruik te maken van een kruisvormige doolhof kon Glanzer aantonen, dat ratten, die bij twee opeenvolgende trials vertrekken uit tegenover elkaar liggende gangen, in plaats van response alternatie een stimulus alternatie vertonen. Deze resultaten werden bevestigd door de onderzoeken van Walker et al. Bovendien vond Glanzer, dat opsluiting gedurende tien minuten in de gekozen arm van een T-vormige doolhof, de grootste mate van alternatie opleverde bij de volgende trial. Minder alternatie trad

op, wanneer deze opsluiting niet werd gerealiseerd en het allerm minst, wanneer deze opsluiting plaatsvond buiten de laatst gekozen arm.

Estes en Schoeffler (1955) vonden, dat wanneer trials met een gedwongen keuze in een T maze gevolgd werden door vrije trials, het percentage alternaties een toevalsniveau bereikte, wanneer de doolhof bij de vrije trials 90° gedraaid was met betrekking tot de oorspronkelijke positie. Wanneer zij dieren bij herhaling dwongen een arm binnen te gaan die voortdurend zwart was of wit, maar varieerde op de links-rechts dimensie, bleken de dieren bij de volgende vrije "keuze" significant te alterneren met betrekking tot de zwart-wit variabele. De onderzoekers concludeerden dan ook uit hun onderzoeken dat een interpretatie in termen van reactieve inhibitie onhoudbaar lijkt. Alternatie is volgens hen een functie van herhaalde confrontatie met bepaalde stimuluscondities.

Op basis van zijn resultaten formuleerde Glanzer (1953b, 1958) een alternatieve "*stimulus-oriented*" theorie: "When an organism observes a stimulus, a quantity of stimulus satiation is built up. This quantity reduces the responsiveness of the organism to the stimulus. The longer the stimulus is present, the greater the amount of stimulus satiation built up. In the absence of the stimulus, this quantity dissipates" (1958, p. 304).

Een suggestie in de richting van deze stimulus satiatie is al te vinden in een onderzoek van Dembo (1930). Zij plaatste ratten in een startbox, die toegang gaf tot een grote rechthoekige ruimte. Deze ruimte was door twee glasplaten verdeeld in drie vakken. De platen waren zo geplaatst dat het dier tussen de wand en de glasplaat van het ene compartiment in het andere kon komen, en wel via een zig-zag weg. Tegenover de startbox bevond zich aan de andere kant van de grote ruimte een goalbox, waarin voedsel was gedeponerd. Door de weg, die de ratten aflegden, nauwkeurig te observeren kon zij een onderscheid maken tussen twee looppatronen: nl. een (systematische) zig-zag weg en een (onsystematische) dwaalweg. In het eerste geval is de weg medium, in het tweede geval voorwerp van aandacht. (Dember en Earl (1957) zouden zeggen: in het eerste geval kan men met betrekking tot de weg spreken over "means-end" stimuli en in het tweede geval over "goal" stimuli).

Het bleek nu, dat het tweede looppatroon zeer vaak voorkwam. Zij concludeert: "Es scheint bei der Ratte, die ja ein sehr neugieriges und bewegliches Tier ist, manchmal weniger eine physiologische Sättigung durch das Futter als eine "psychische Sättigung" durch die Wiederholung der gleichen Lauflinie aufzutreten" (p. 410). Het begrip "psychische Sättigung" stamt van Karsten (1928). Het lijkt niet te gewaagd te veronderstellen dat aan beide begrippen stimulus satiatie en psychische Sättigung eenzelfde fenomeen ten grondslag ligt.

Het begrip stimulus satiatie is gebaseerd op experimenten, waarbij de dieren over het algemeen verblijven in een kleine ruimte. Treedt er nu ook zoiets als stimulus satiatie op in grotere ruimten zoals b.v. onze eigen onderzoeksituatie, en welke principes, behalve stimulus satiatie, liggen dan aan de afname van het exploratief gedrag ten grondslag? Een eerste aanduiding van een antwoord is te vinden in een experiment van Dennis en Sollenberger (1934). Zij vonden dat ratten, geplaatst in een grote doolhof, die opgebouwd was uit een groot aantal gelijkvormige onderdelen, steeds minder gingen exploreren, naarmate ze verder in de doolhof kwamen en vaak stopten met exploreren, voordat ze de hele doolhof gezien hadden. Ook in onze eigen onderzoeken exploreren de ratten de observatieruimte niet volledig.

Met betrekking tot de vraag waarom ratten zo vroegtijdig stoppen met exploreren, suggereert een onderzoek van Montgomery (1953b) een oplossing. De auteur gebruikte drie H-vormige doelhoven, identiek van vorm, maar geschilderd in resp. wit, grijs en zwart. Hij liet ratten eerst een doolhof verkennen en bracht ze vervolgens in een dool-

hof van een andere helderheid. Het bleek, dat de afname van het exploratieve gedrag in de tweede doolhof geringer was, naarmate deze doolhof in helderheid meer afweek van de te voren onderzochte. Als maat van exploratie gold het aantal doorlopen eenheden in de doolhof.

De resultaten sluiten een verklaring op basis van Hull's achtste postulaat uit. Immers, alhoewel er in de eerste doolhof een afname te constateren viel van de exploratieve activiteit in functie van de tijd, vond er een herstel van dezelfde activiteit plaats in de tweede doolhof en wel in functie van het verschil in helderheid tussen beide doolhoven. Op basis van Hull's postulaat zou men moeten verwachten dat de inhibitie, opgebouwd met betrekking tot de exploratieve response, zich zou voortzetten in de tweede doolhof.

Ook een verklaring in termen van Hull's "conditioned inhibition" gaat volgens Montgomery niet op. "Conditioned inhibition" is volgens Hull een "habit of resting i.e. of non-responding, which is conditioned to external stimuli". Montgomery wijst erop, dat met behulp van dit begrip wel verklaard kan worden waarom het dier in een tweede gelijksoortige doolhof niet exploratief bezig is, maar niet waarom er een relatief volledige "spontaneous recovery" van het exploratieve gedrag in eenzelfde doolhof plaatsvindt na een periode van vierentwintig uur rust (Montgomery 1952, 1953b).

Een verklaring, tenslotte, in termen van een "general activity drive", gebaseerd op interne factoren in het organisme lijkt inadequaaf op basis van het feit, dat er al na een zeer korte tijd een afname van de exploratieve gedrag optreedt en dat er bovendien weer een toename van de exploratie te bespeuren valt, wanneer het dier gebracht wordt in een tweede doolhof van een verschillende helderheid. Blijft over, volgens Montgomery, een verklaring in termen van "stimulus generalization".

In de conditioneringstheorie is "stimulus generalization" "the tendency to react to stimuli that are different from, but somewhat similar to, the stimulus used as a conditioning stimulus" (Morgan 1956, p. 644). Whittaker (1965) spreekt van een tendens te reageren op een klasse van stimuli in plaats van op de ene stimulus, waarop het dier oorspronkelijk was geconditioneerd. Waar het in feite om gaat is dat een dier zijn reactie ten aanzien van een bepaalde stimulus uitstrekt tot een hele groep van stimuli, die voor het dier een aantal kenmerken gemeen hebben met de oorspronkelijke prikkel. Met betrekking tot het exploreren betekent dit, dat het dier zijn gedrag ten aanzien van een prikkel, die een "stimulus satiation" heeft opgeroepen, uitstrekt tot die stimuli, die een zekere gelijkheid met deze prikkel vertonen. Dit gedrag nu bestaat uit het niet meer onderzoeken van de prikkel en wel omdat de prikkel geen informatie meer geeft. De resultaten van Dennis en Sollenberger's (1934) experiment en ook die van ons eigen onderzoek worden vanuit deze opvatting begrijpelijk. Geplaatst in een vrij homogene ruimte wordt het dier achtereenvolgens geconfronteerd met prikkels, die veel op elkaar lijken. In de mate, waarin de volgende prikkel valt in dezelfde klasse als de voorgaande zal het exploratieve gedrag van het dier afnemen. Dit kan er toe leiden, dat het dier ophoudt met exploreren voordat het de gehele ruimte heeft onderzocht. Het is in het licht van deze theorie verder duidelijk, dat een dier dat weinig generaliseert, langer zal doorgaan met het verkennen van de ruimte dan een dier wiens generalisatietendens groot is. Anders gezegd: naarmate een dier meer in staat is allerlei prikkels onder een noemer te brengen, zal het eerder ophouden met het onderzoeken van een vrij homogene ruimte.

De resultaten van een onderzoek van Zeaman en Angell (1953) vormen een aanwijzing voor de juistheid van deze opvatting. De onderzoekers maakten gebruik van een doolhof, die bestond uit een gangetje, dat toegang gaf tot vier armen, die waaivormig waren opgesteld. Ratten die geplaatst werden in deze doolhof, vertoonden bij opeenvolgende trials alternatie-gedrag en wel in die zin, dat bij de tweede keuze over het alge-

meen een arm werd gekozen die zover mogelijk verwijderd lag van die welke de eerste keer werd geprefereerd. Wanneer gedurende tien opeenvolgende trials de dieren gedwongen werden eenzelfde arm binnen te gaan, bleek de voorkeur voor de arm, die het verst verwijderd was van de eerste, sterker dan wanneer slechts gedurende twee opeenvolgende trials een gedwongen binnengaan werd geïntroduceerd.

De auteurs geven twee mogelijke verklaringen, de eerste in termen van generalisatie van de reactieve inhibitie, de tweede in termen van een "novelty" gradient. In het licht van eerder door ons geciteerde onderzoeken lijkt de eerste verklaring niet waarschijnlijk. Voor de tweede verklaring pleit het feit, dat bij gelijke "intra-maze" stimuli verschillen in "extra-maze" stimuli ten gevolge van de situering van de doolhof in de onderzoekruimte, alternatiegedrag ten gevolge hebben (Walker et al. 1955a).

6.6 Samenvatting

Vatten we nu de gegevens samen. Wanneer een rat in een nieuwe situatie wordt gebracht, ontwikkelt hij ten aanzien van deze nieuwe prikkels een "drive-producing response", die er op gericht is informatie over deze prikkels te verkrijgen. Na enige tijd ontstaat er met betrekking tot de geobserveerde stimulus een stimulus satiatie, die het dier er toe brengt zich tot andere stimuli te wenden. In de mate waarin deze stimuli als gelijkvormig worden onderkend, generaliseert het dier de stimulus satiatie naar deze stimuli met als gevolg een afname van de exploratie.

De nieuwe omgeving brengt het dier in een verhoogde mate van activatie, die zich uit in S- en W-gedrag. Naarmate de nieuwheid van de situatie verdwijnt als gevolg van de exploratie en stimulus-generalisatie, wordt de mate van activatie geringer, hetgeen zich uit in een toename van G- en L-gedragingen.

Bezien we nu de in onze onderzoeken gevonden verschillen tussen S1 en S3 ratten tegen de achtergrond van deze theorie, dan lijken de volgende veronderstellingen gewettigd:

1. De afname van S- en W-gedrag en de toename van G- en L-gedrag in functie van de tijd in de nieuwe omgeving doorgebracht, verloopt bij S3 ratten langzamer dan bij S1 ratten. Dit wijst erop, dat de aanvankelijk hoge activatie bij S3's minder snel afneemt dan bij S1's. Het nieuwigheidsaspect van de situatie, dat de hoge activatie oproept, blijkt bij S3's langer te blijven voortbestaan dan bij S1's.
2. Het feit, dat S3's een groter oppervlak van de ruimte onderzoeken en een kleinere LMR bezitten dan S1's, wijst er op dat S3's een kleinere generalisatietendens bezitten dan S1's. De klasse van stimuli, die als gelijkvormig verschijnen, is bij S3's minder uitgebreid dan bij S1's.

6.7 Angst en exploratief gedrag

Tot nu toe hebben we de mogelijkheid buiten beschouwing gelaten dat verschillen in exploratief gedrag wel eens opgeroepen zouden kunnen worden door verschillen in angst voor een nieuwe situatie. Er zijn hierbij twee alternatieven: ofwel er bestaat een zg. "fear drive", die aanleiding geeft tot exploratief gedrag, ofwel deze "fear drive" staat exploratief gedrag in de weg.

De eerste mogelijkheid werd onderzocht in een serie experimenten van Montgomery en Monkman (1955). In deze onderzoeken werd experimenteel angst verwekt bij ratten, waarna de onderzoekers nagingen welk effect deze angst had op het exploratieve gedrag van de dieren. Zij vonden dat angst, die werd geïnduceerd onmiddellijk voorafgaande aan een periode van exploratie in een nieuwe omgeving, weinig of geen effect uitoefende op het exploratieve gedrag van de dieren in deze nieuwe omgeving; ver-

volgens dat angst, geïnduceerd in een nieuwe omgeving, de mate van exploratief gedrag in die omgeving negatief beïnvloedde, waarbij de afname van de exploratie positief samenhangt met de grootte van de angst. Op basis van deze gegevens concludeerden zij, dat exploratief gedrag niet wordt gemotiveerd door angst.

Montgomery (1955) ging vervolgens na, of een nieuwe omgeving op zich al angst oproept. In een eerste experiment verkregen ratten via een deurtje in de kooien, waarin ze normaal verbleven, toegang tot een lange gang. In een tweede experiment kregen vierentwintig ratten, verdeeld in vier gelijke groepen, drie trials van tien minuten in een Y-vormige doolhof. Bij de eerste groep waren alle drie armen van de doolhof omsloten door muren; bij de tweede groep slechts twee enz. Het bleek nu, dat nieuwe stimulatie zowel een "fear drive" als een "exploratory drive" oproept, hetgeen aanleiding geeft tot een "approach-avoidance conflict"; vervolgens dat de open gangen een grotere mate van "avoidance" oproepen dan gesloten gangen; ten slotte, dat de sterkte van de "fear drive", opgeroepen door nieuwe prikkels, afneemt in functie van de tijd, gedurende welke het dier met deze prikkels wordt geconfronteerd.

Angst heeft dus een negatieve invloed op de mate van exploreren. Bestaan er nu verschillen tussen S1's en S3's met betrekking tot deze angst voor een nieuwe omgeving? Het antwoord hierop hangt af van de vraag, of het mogelijk is indices te vinden voor de mate van angst. Hall (1934) suggereerde de mogelijkheid, dat quantitative verschillen in de mate van urinatie en defecatie gebruikt kunnen worden als maat voor "emotionality" of "fearfulness". "The term *emotionality* is defined as the state of being emotional. This state consists of a group of organic, experiential and expressive reactions and denotes a general upset or excited condition of the animal" (p. 385).

Bindra en Thompson (1953) slaagden er niet in correlaties te vinden tussen "emotional elimination"; "fearfulness" en "timiditeit". De mate van "emotional elimination" bepaalden zij door het aantal dagen te nemen, dat een rat, geplaatst gedurende tien opeenvolgende dagen in een vierkante doos, in deze ruimte defeceerde of urineerde. Als maat voor "fearfulness" gold het aantal seconden, dat hongerige ratten aten gedurende de eerste dag in de vierkante doos, waarin een bakje met eten geplaatst was. De mate van timiditeit, tenslotte, werd uitgedrukt in het aantal seconden, dat verliep tussen het openen van de "home cage" en het bereiken van voedsel aan het einde van een lange loopgang, die was aangesloten op de kooien, waarin het dier normaal verbleef. De schrijvers concluderen dat "emotional elimination" is not a general valid measure for fearfulness" (p. 44 e.v.).

Hierbij dient echter te worden aangetekend, dat er kan getwijfeld worden aan de geldigheid van hun maat voor "fearfulness". Eerder hebben we al gezien, dat hongerige ratten, geplaatst in een nieuwe omgeving, meer belangstelling hebben voor de nieuwheidsaspecten van deze omgeving dan voor eten. Bovendien blijkt, dat angst de mate van exploratie vermindert. De mogelijkheid bestaat dus, dat het niet eten van sommige dieren te wijten is aan hun hoge exploratiedrang, die niet het gevolg is van angst. Het feit, dat Bindra en Thompson geen correlatie vonden tussen "emotional elimination" en "fearfulness" roept derhalve geen verbazing op.

Bindra en Thompson suggereren, dat "emotional elimination" een (ruwe) maat is voor de mate van "autonomic reactivity, or proneness to autonomic involvement, or even susceptibility to a very general type of emotional disturbance" (p. 44). Beschouwen we nu "emotional elimination" als een "approximatie voor de mate van angst" (Fuller en Thompson 1960) dan kunnen we ons afvragen of er verschillen bestaan tussen beide stammen met betrekking tot deze "emotional elimination". Hiertoe bepaalden we in onze eerder besproken onderzoeken de hoeveelheid defecatie, uitgedrukt in het aantal "boluses" voor ieder der stammen. Het gemiddeld aantal boluses bedroeg in het exploratieve onderzoek voor S1's 4,0 en voor S3's 3,4; en in het replicatie-onderzoek resp.

5,1 en 4,3. De verschillen tussen beide stammen zijn in beide onderzoeken niet significant (Mann-Whitney U toets, two-tailed, $U = 84,5$ en $U = 91$). Voor zover de mate van defecatie inderdaad een approximatie is voor de mate van angst, mogen we veronderstellen dat de verschillen tussen beide stammen in de mate van exploratie niet te wijten zijn aan verschillen in "emotionality" of "fearfulness".

6.8 De preferentie voor bepaalde delen van de observatieruimte

Een laatste aspect van het gedrag, dat besproken dient te worden, is de preferentie van de dieren voor bepaalde delen van de nieuwe omgeving. Naar aanleiding van een aantal observaties van ratten, die geplaatst werden in een grote bak, waarin zich talrijke voorwerpen bevonden, merkt Buytendijk (1931) op: 'Der Raum ist von vornherein für die Ratte gegliedert, es gibt ein "längs den Wänden", es gibt "ausgezeichnete Ecken" (da wird in Ruhe gesessen)' (p. 581). De hoek heeft volgens hem een zeer specifieke betekenis voor de rat: het wordt zijn "huis". Hij vond, dat geen enkele rat een bepaald gebied in het midden van de observatieruimte als nest koos.

Vanuit deze opvatting wordt het door ons geconstateerde verschil tussen S1's en S3's met betrekking tot hun preferenties duidelijk. Het verkennen van een ruimte wordt ondernomen vanuit een bepaalde standplaats. Stimulussatiatie en stimulusgeneralisatie leiden er toe, dat het dier zijn exploratie staakt en zijn standplaats weer opzoekt. Dit gebeurt bij S1's sneller dan bij S3's met als gevolg, dat de tijd die de S1's doorbrengen op hun standplaats(een bepaalde hoek) groter is dan die van de S3's. Daar de velden langs de zijwanden stimulusrijker zijn dan de middenvelden, omdat zij een stuk zijwand bevatten, zal het dier meer tijd besteden aan de eerste dan aan de laatste.

6.9 De interferentie van "novelty reactions" met geleerd gedrag

Dat de nieuwheid van een situatie en de daardoor opgeroepen "novelty reactions" de uitvoering van een geleerde response in ernstige mate kan belemmeren, blijkt uit een tweetal experimenten van Claus en Bindra. In het eerste onderzoek maakten Claus en Bindra (1960) drie groepen van ratten vertrouwd met de stimuluseigenschappen van de testsituatie en wel in verschillende mate. Een groep werd vertrouwd gemaakt met enige tactiele en auditoire stimuluseigenschappen van de testsituatie; een tweede groep met enkel de auditoire en een derde groep met geen. Hierna werden de dieren getraind op een drinking response. Vervolgens werd de training-situatie veranderd in de testsituatie. Het bleek, dat de afname van de drinking response in de testsituatie het kleinste was in de eerste groep en het grootste in de derde. De toename van "novelty reactions" (lopen, recht op gaan staan, klimmen) bleek eveneens in de eerste groep kleiner dan in de derde groep.

In een tweede onderzoek plaatsten Bindra en Claus (1960) een groep ratten gedurende een drietal dagen in een doos met witte wanden, waarvan de bodem bedekt was met ijzeren strippen en een tweede groep gedurende dezelfde tijd in een doos met zwarte wanden en een vloer van ijzergaas. Vervolgens werden alle dieren in een doos met grijze wanden en vloer getraind op een "lever-pressing-response" via een "continuous reinforcement schedule". Na zeven dagen werd de helft van de dieren van de eerste groep geplaatst in dezelfde doos als voor de training en de andere helft in de tweede doos; hetzelfde gebeurde met de dieren van de tweede groep. De dozen bevatten nu in tegenstelling tot de eerste keer, een hefboom en een voedselbakje. Het bleek dat die ratten, die tevoren vertrouwd gemaakt waren met de testsituatie, een significant groter aantal bar-pressings maakten dan de dieren, die met de testsituatie onbekend waren. Dit verschil wordt door de auteurs verklaard in termen van verschillen in de mate van

"novelty reactions" tussen beide groepen.

De resultaten van deze onderzoeken wijzen er op, dat men zich bij de evaluatie van leer-experimenten rekenschap moet geven van de effecten van "novelty" en exploratief gedrag op het leergedrag. Individuele verschillen in de snelheid waarmee stimulus satiatie optreedt, in de mate van generalisatie en in de mate van angst voor een nieuwe situatie, kunnen zich manifesteren in de snelheid waarmee problemen worden geleerd.

HOOFDSTUK IV / EXPLORATIEF GEDRAG, MATE VAN ACTIVATIE EN LEERGEDRAG

§ 1. *De onderlinge samenhang tussen deprivatie, activiteit en mate van activatie*

1.1 Deprivatie en activiteit

"It is the restless animal that is most likely to encounter food" (Siegel en Steinberg, 1949, p. 413).

Op het eerste gezicht lijkt het zinvol te veronderstellen, dat een dier, dat in een toestand van deprivatie verkeert, een grotere mate van activiteit vertoont dan een dier, wiens behoeften minimaal zijn. Dashiell (1949) formuleert dan ook de hypothese, dat een "unbalanced state", zoals honger of dorst, het dier brengt tot activiteit, welke blijft voortbestaan totdat de "steady state" is hersteld. De resultaten van onderzoekingen, die erop gericht waren een positieve correlatie vast te stellen tussen de mate van deprivatie en de mate van activiteit, zijn bepaald niet eensluidend en maken de juistheid van Dashiell's hypothese twijfelachtig.

Richter (1927) vond bij dieren die ad libitum konden eten en drinken, dat ze tamelijk regelmatige uitbarstingen van activiteit vertoonden, die voorafgegaan werden door 2 à 3 uur deprivatie en onmiddellijk gevolgd werden door eten. Zowel Shirley (1928) als Skinner (1938) constateerden, dat ratten, die eenmaal per dag op een bepaald tijdstip voedsel kregen, een grotere activiteit vertoonden dan ratten, die ad libitum de beschikking over voedsel hadden. Deze activiteit bereikte een maximum in de periode die direct aan het voederen voorafging. Siegel en Steinberg (1949) maten de activiteit van ratten in hun normale verblijfkooi met behulp van een foto-electrische cel en varieerden daarbij de duur van de voedseldeprivatie (12-24-36-48 uur). De curve, die het verband aangaf tussen de duur van de deprivatie en de mate van activiteit duidde een negatief versnelde toename aan.

Met behulp van de loopwieltechniek onderzocht Finger (1951) de mate van activiteit na 24 en 72 uur voedseldeprivatie. Bij de 24 uur-groep vond hij een kleine, maar betrouwbare toename in activiteit; de 72 uur-groep vertoonde een gemiddelde toename van 94,2%. Daarop volgende verzadiging van de dieren leidde tot een zeer sterke afname van de activiteit. Deze bleek voor de 24 uur-groep slechts 57% te bedragen van de activiteit van een controle-groep en voor de 72 uur-groep 17,6%. Het effect van de voorafgaande deprivatie bleef gedurende enige dagen voortbestaan; de geleidelijke terugkeer van de activiteit naar het normale niveau liep vrijwel parallel aan het herstel van het oorspronkelijke lichaamsgewicht van de dieren.

Tot dezelfde resultaten kwamen Finger en Reid (1952). Zij konden bovendien aantonen, dat het activiteitsverloop gedurende deprivatie en daaropvolgende verzadiging bij waterdeprivatie niet verschilde van dat bij voedseldeprivatie. De sterke afname van activiteit na verzadiging noemden zij het "satiation syndrome".

Hall et al. (1953) deden een onderzoek naar het activiteitsniveau bij ratten, die gedurende een aantal dagen aan een 23 uur voedseldeprivatie schema waren onderworpen. Als mate van activiteit werd beschouwd het aantal omwentelingen van het loopwiel. De

onderzoekers trachtten visuele, vibratoire en auditieve prikkels zoveel mogelijk uit te schakelen. De gemiddelde dagelijkse activiteit nam gedurende de experimentele periode toe tot meer dan 1400% van de normale activiteit; een top werd bereikt op de twaalfde dag. "The rise seemed to take the form of an exaggeration of the normal daily-activity cycle imposed upon a rising base line". (p. 433).

Een replicatie van dit experiment door Hall en Hanford (1954) leverde dezelfde resultaten op. Bij waterdeprivatie op een 23 uur schema bleek de gemiddelde activiteit van de dorstige ratten in een loopwiel wel hoger te liggen dan die van controledieren; bij deze vorm van deprivatie trad er echter geen toename op in activiteit in functie van het aantal experimentele dagen (Hall, 1955).

Moskowitz (1959) ging na of er een verband bestaat tussen het verlies aan lichaamsgewicht gedurende een deprivatieperiode en de mate van activiteit, gemeten in een loopwiel. Het bleek, dat de mate van activiteit op een constant niveau gehandhaafd kon worden door het dier te houden op een vast percentage van zijn normale lichaamsgewicht (in vergelijking tot zijn normale groeifunctie). Verder vond zij, dat er alleen een toename van activiteit optrad, wanneer het lichaamsgewicht was gedaald tot onder een bepaald percentage van het normale gewicht. Beneden dit percentage (dat lag tussen 85% en 90% van het normale gewicht) was de mate van activiteit een directe functie van het verlies aan lichaamsgewicht. Duda en Bolles (1963) bepaalden de correlatie tussen het aantal omwentelingen in een loopwiel en het percentage verlies aan lichaamsgewicht waarbij dit laatste varieerde van 7% tot 30%. De gevonden r bedroeg $+ .69$.

Thompson (1953) ging na of voedseldeprivatie leidde tot een verhoogde activiteit. Hij plaatste de ratten na een variabele voedseldeprivatieperiode (0-24-48 uur) in een doolhof en bepaalde het aantal eenheden in deze doolhof, dat door de rat in 20 minuten werd verkend. Bij de mannetjesdieren bleek de mate van exploratieve activiteit positief gecorreleerd aan de duur van de deprivatieperiode. Bij de vrouwtjes bleek er een significante toename van exploratieve activiteit aanwezig na 24 uur deprivatie. De groep, die 48 uur deprivatie onderging vertoonde echter een significant lagere activiteit dan de 24-uur-deprivatiegroep.

Tegenover deze positieve resultaten staan de gegevens van andere onderzoeken, die geen bevestiging vormen voor het bestaan van een positieve samenhang tussen de mate van activiteit en deprivatie. Montgomery (1953a) bestudeerde de mate van activiteit van ratten onder voedsel- of waterdeprivatie in een Y-vormige doolhof. Bepaald werd het aantal malen dat de ratten de drie armen van de doolhof binnengingen. Het bleek, dat ratten na 24 uur voedsel- of waterdeprivatie een significant lagere activiteit vertoonden dan na 0 uur deprivatie. Verlenging van de duur van de deprivatie leidde niet tot een significant verdere afname van de activiteit.

Hall, Low en Hanford (1960) vegeleken de mate van activiteit van hongerige, dorstige en verzadigde ratten in de Dashiell-doolhof. De dieren werden, ieder afzonderlijk, gedurende een vijftal dagen 10 minuten per dag in de doolhof geplaatst. "Results indicated that, regardless of time of measurement, satiated animals were as active as those animals operating under a need state. Thus the findings question the generally supported position that need states result in activity" (p. 157).

Een verklaring voor de gevonden discrepanties zou gevonden kunnen worden in de verschillen in situaties, waarin de mate van activiteit werd gemeten. Het is niet onmogelijk, dat deprivatie een effect heeft op bepaalde vormen van activiteit en niet op andere. Dat er verschillende vormen van activiteit bestaan, die onderling niet samenhangen, blijkt uit een onderzoek van Eayrs (1954). Deze vond slechts een zeer lage correlatie ($+ .18$) tussen activiteit, gemeten in het loopwiel, en activiteit, bepaald in een galerij. Ook de resultaten van Strong's (1957) onderzoek wijzen op geen of nagenoeg geen samenhang tussen de verschillende activiteitsmaten.

Teneinde na te gaan of deprivatie een verschillend effect heeft op de verschillende maten, waarmee activiteit wordt bepaald, deden Weasner, Finger en Reid (1960) een onderzoek, waarbij het effect van voedseldeprivatie werd bepaald op de mate van activiteit in het loopwiel en in een kooi, die voorzien was van een foto-electrische cel. Onder de conditie van onbeperkt aanwezig voedsel en drinken waren de activiteitscores in het loopwiel ongeveer twee of drie maal zo hoog als die in de kooi. Met toenemende deprivatie nam de activiteit in het loopwiel meer regelmatig, gedurende een langere tijd en tot een hoger niveau toe dan die in de kooi. "It is clearly a questionable practice to treat as interchangeable, activity data obtained with different measuring devices" (p. 474).

Tot eenzelfde conclusie kwamen Treichler en Hall (1962). Zij bestudeerden de activiteit van ratten in het loopwiel, in de stabilimeter en in de Dashiell-doolhof. Als criterium voor deprivatie namen zij niet de duur van de deprivatie-periode, maar het relatieve gewichtsverlies. Hun resultaten tonen duidelijk aan, dat de mate van activiteit onder deprivatie samenhangt met de situaties, waarin de activiteit werd gemeten. Loopwiel-activiteit vertoonde een positieve correlatie met verlies aan gewicht, onafhankelijk van de wijze, waarop dat gewichtsverlies werd geïnduceerd (voedsel- of waterdeprivatie). Tussen de mate van activiteit in de stabilimeter en in de Dashiell-doolhof enerzijds en de grootte van het gewichtsverlies anderzijds werd nagenoeg geen samenhang gevonden.

1.2 De theorie van Campbell en Sheffield

Tot een nadere specificatie van de samenhang tussen activiteit en voedseldeprivatie kwamen Campbell en Sheffield (1953). Zij plaatsten ratten gedurende zeven dagen in een stabilimeter-type kooi, die zo gebouwd was dat alleen flinke bewegingen zoals lopen werden geregistreerd. Iedere dag werd de activiteit gemeten gedurende twee direct op elkaar aansluitende periodes van 10 min. Bij het ingaan van de tweede periode werd een verandering in de omgeving aangebracht door een ventilator in het vertrek uit te schakelen en het licht aan te maken. Gedurende de eerste vier dagen hadden de dieren vrijelijk de beschikking over voedsel en water; de laatste drie dagen werd een volledige voedseldeprivatie geïntroduceerd.

De onderzoekers vonden, dat een verandering in de omgeving bij voortduring een toename in activiteit bewerkstelligde. Onder de conditie van voedseldeprivatie trad er slechts een zeer geringe toename in activiteit op gedurende de periode, dat verandering in de omgeving achterwege bleef. Voedseldeprivatie, gepaard gaande met verandering in de omgeving, leidde daarentegen tot een grote toename van activiteit. "The main conclusion is that hunger drive seems to involve lowered thresholds of response rather than internal stimulation to activity" (p. 321).

De geringe toename in activiteit gedurende de deprivatieperiode, wanneer verandering van de omgeving achterwege bleef, is volgens de onderzoekers te verklaren vanuit een grotere sensitiviteit van de dieren voor minimale veranderingen in de stimulus-situatie. "Starvation does not instigate activity; it only lowers the threshold for normal stimuli to activity" (p. 321-322).

Dat er naast de verlaging van de drempel nog een andere factor een belangrijke rol speelt, blijkt uit een onderzoek van Sheffield en Campbell (1954). Gebruik makend van stabilimeterkooien van hetzelfde type als in het vorige experiment, maten de onderzoekers iedere dag de toename in activiteit gedurende een periode van 5 minuten, waarin een verandering van de stimulussituatie werd geïntroduceerd. Deze verandering in stimulussituatie bestond voor een experimentele en een controle groep van ratten hierin, dat een ventilator werd uitgeschakeld en de lichten aangingen; bij de andere

experimentele en controle groep werd de ventilator uitgeschakeld en gingen ook de lichten uit. De experimentele groepen kregen onmiddellijk na de 5 min. periode hun dagelijkse rantsoen voedsel; bij de controle groepen lag er tussen de verandering van stimulatie en het voeren een periode van resp. 1 en 2 uur. De dieren van de experimentele groepen vertoonden een progressieve toename van activiteit in de 5 min. periode gedurende de twaalf dagen, dat het experiment duurde; de controledieren vertoonden over dezelfde periode een afname in activiteit.

Bij de verklaring van hun resultaten gaan de onderzoekers er van uit, dat voedsel beschouwd kan worden als de ongeconditioneerde prikkel die de "consummatory response" van eten oproept. Gedurende de twaalf dagen van het experiment vindt er nu een conditionering plaats van de "consummatory response" aan externe, in de situatie aanwezige stimuli. De grotere activiteit kan dan beschouwd worden als een uiting van frustratie, die inherent is aan iedere geconditioneerde "consummatory response". Het dier kan nl. de geconditioneerde stimulus, die de "consummatory response" oproept, niet opeten. "If frustration is properly defined as the state that exists when drive is present and the consummatory response is stimulated but prevented from occurring, then neutral cues conditioned to the "consummatory response" are inevitably frustrating if they persist for any length of time. Viewed in this light the 'acquisition' of activity found in the present study is to be interpreted, not as learning of activity, but rather as the formation of a stronger and stronger conditioned connection between the external stimulus change and the consummatory response as training progresses" (p. 99).

De auteurs wijzen er op, dat hun theorie implicaties heeft met betrekking tot het leren van een doolhof onder voedselmotivatie. In een dergelijke situatie wordt de "consummatory response" geconditioneerd aan de stimuli, die in de doolhof aanwezig zijn en wel vooral aan die stimuli, die het dichtst bij de 'goalbox' liggen. De hieruit resulterende frustratie leidt tot een verhoogde activiteit. De aspecten van de activiteit, die het meest direct leiden tot de "consummatory response" zullen daarbij gaan domineren. "It may be conjectured that the animal of necessity performs correct responses more vigorously, making them prepotent over other conflicting, incorrect response tendencies" (p. 100).

Hull's (1932, 1934) onderzoeken, die de basis vormden voor zijn doel-gradiënt hypothese, doen aan de algemeenheid van deze uitspraak echter enigszins twijfelen. Hull vond dat ratten een positief versnelde "speed-of-locomotion" gradiënt vertoonden bij het bereiken van de 'goalbox' in een rechte loopweg. Na een groot aantal trials echter manifesteerde het dier een anticipatoire reactie, die hierin bestond, dat het dier langzamer ging lopen, wanneer het in de buurt van het doel kwam. Het is mogelijk, dat Sheffield en Campbell's theorie alleen opgaat voor problemen, die weinig trials vereisen, of voor die trials, die aan het begin van het leren liggen.

De resultaten van Campbell en Sheffield's onderzoeken konden door anderen in verschillende situaties worden gerepliceerd. Finger, Reid en Weasner (1960) plaatsten twee groepen van ratten gedurende dertig dagen dagelijks 1 uur in loopwielen. De deprivatie-periode van voedsel bedroeg iedere dag drie uur. De eerste groep (R) ontving onmiddellijk na in het loopwiel te zijn geweest voedsel; de tweede groep (N) moest een uur wachten.

Bij groep N kon geen consistente verandering in de activiteit worden geconstateerd; de gemiddelde activiteit van groep R daarentegen nam regelmatig en significant toe over de periode van dertig dagen, en wel in het bijzonder gedurende de laatste dertig minuten van iedere experimentele dag. Voedseldeprivatie – na deze dertig dagen – gedurende 75 uur bracht een toename teweeg in loopwielactiviteit bij beide groepen; deze toename was bij groep R significant groter dan bij groep N. De activiteit in de

normale verblijfkooien – gemeten met behulp van een foto-electrische cel – nam bij beide groepen gedurende de dertig dagen enigszins toe. Tussen beide groepen werden in dat opzicht echter geen significante verschillen gevonden.

Teghtsoonian en Campbell (1960) toonden aan, dat het met betrekking tot de activiteit een groot verschil uitmaakt, of de dieren gedurende voedseldeprivatie verblijven in een omgeving, waarin prikkels tot een minimum beperkt blijven, dan wel in een situatie met een grote stimulusvariabiliteit. De activiteit van ratten – gemeten met behulp van een stabilimeter – die in een situatie zonder stimuluscontrole verbleven, nam toe tot 400% van de normale waarde, terwijl de dieren, die in een situatie met een minimum aan stimuli verbleven, aanvankelijk een afname van hun activiteit vertoonden, gevolgd door een geringe toename tot 70% boven het normale niveau.

De onderzoekers veronderstellen dat deze aanvankelijke afname het gevolg was van een geleidelijk uitblijven van bewegingen, die betrekking hadden op het zoeken en eten van voedsel. De toename van activiteit onder deprivatie, zoals in een aantal onderzoeken werd aangetoond, is volgens hen te wijten aan een slechte controle van laboratoriumstimuli. Dat deprivatie tot een grotere activiteit leidt in het loopwiel dan in een stabilimeter is, aldus de onderzoekers, een gevolg van het feit dat activiteit in het loopwiel leidt tot een grotere "response-feedback", die op zijn beurt als stimulus een nieuwe activiteit oproept.

De resultaten van een onderzoek van Campbell (1960), tenslotte, wijzen er op, dat een verklaring van de toegenomen activiteit onder voedseldeprivatie in termen van een verlaagde drempel tot activiteit en een conditionering van de "consummatory response" aan externe stimuli, ook opgaat bij waterdeprivatie.

1.3 Deprivatie en exploratief gedrag

De onderzoeken, waarop Campbell en Sheffield hun theorie dat deprivatie leidt tot een lagere reactiedrempel, baseerden, betroffen de activiteit van ratten in het loopwiel of in hun normale verblijfkooi. De vraag rijst, of hun theorie ook betrekking heeft op het exploratieve gedrag van ratten onder deprivatie in een nieuwe omgeving. Aangenomen dat ratten onder deprivatie ten gevolge van een lagere reactiedrempel reageren op stimuli, waarop verzadigde dieren niet reageren, dan mag men verwachten dat de graad van nieuwheid van een situatie, waarop het dier met exploratief gedrag reageert, voor gedepriveerde dieren geringer moet zijn dan voor verzadigde dieren. Dit zou tevens impliceren, dat gedepriveerde dieren in een nieuwe situatie gedurende een langere tijd exploratief bezig zijn dan verzadigde dieren. Het is van belang na te gaan, in hoeverre deze suggesties geverifieerd kunnen worden in onderzoeken naar het effect van deprivatie op het exploratieve gedrag.

De twee eerder genoemde onderzoeken van Montgomery (1953a) en Hall, Low en Hanford (1960) lijken ons vermoeden niet te bevestigen. Montgomery (1953a) immers vond, dat voedsel- en waterdeprivatie leidden tot een significant lagere exploratieve activiteit dan een toestand van verzadiging. Volgens hem is de "exploratory drive" een primaire drijfveer, die een afname in sterkte vertoont, wanneer het dier een andere primaire gedrevenheid vertoont. "It is concluded that the commonly held assumption that amount of exploratory behavior is a positive function of the strength of such primary drives as hunger and thirst is an oversimplification; the conditions determining the strength of the exploratory drive must be taken in account" (p. 319).

Dat de "exploratory drive" een afname in sterkte vertoont in aanwezigheid van andere primaire drijfveren wordt niet bevestigd door het onderzoek van Hall, Low en Hanford (1960). Zij immers toonden aan dat hongerige, dorstige en verzadigde ratten niet verschillen in de mate van exploratieve activiteit in de Dashiell-doolhof. Thompson

(1953) kon, zoals vermeld, een positieve relatie aantonen tussen de duur van de deprivatieperiode en de mate van exploratieve activiteit in een doolhof, althans bij mannelijke ratten.

Adlerstein en Fehrer (1955) die het exploratieve gedrag bestudeerden in een zeer complexe doolhof, die verdeeld was in een aantal eenheden, vonden dat ratten onder voedseldeprivatie van 50% tot 75% meer eenheden verkenden dan ratten, die verzadigd waren. De afname in tijd van het exploratieve gedrag was voor de verzadigde en gedepriveerde groepen hetzelfde. Wel vonden zij dat gedepriveerde ratten in een meer constant tempo exploreerden dan verzadigde dieren. Terwijl deze laatste periodes van exploratie afwisselden met lange pauzes, waarin toiletgedrag frequent was, bleven de gedepriveerde dieren in een consistent tempo bezig met exploreren.

De onderzoekers wijzen er op dat hun bevindingen congruent zijn met de theorie van Campbell en Sheffield. "If, compared with sated Ss, the behavior of deprived animals is more under the control of external stimuli and if these are widely separated spatially, hungry rats should keep moving at a fairly steady rate. The actions of sated rats on the other hand may be relatively more influenced by varying and temporary internal conditions and this could account for their greater frequency of washing, napping and spurts of exploratory activity" (p. 253).

De index voor de mate van exploratieve activiteit was bij die vier onderzoeken echter niet eenzinnig. Als een dier binnen een bepaalde tijd minder eenheden van de doolhof bezoekt dan een ander dier, dan kan dat er op wijzen dat het in mindere mate exploratief bezig is. Het is ook mogelijk, dat het iedere eenheid veel intensiever onderzoekt met als gevolg, dat het binnen de tijdsperiode slechts een beperkt aantal eenheden haalt.

Teineinde deze moeilijkheid te ondervangen plaatsten Zimbardo en Miller (1958) verzadigde ratten en ratten onder voedseldeprivatie in een doos, die door een tussenwand verdeeld was in twee even grote compartimenten. In de tussenwand bevond zich een guillotine-deur. Zowel de verzadigde als de gedepriveerde ratten werden verdeeld in twee groepen. De eerste groep kon onmiddellijk van het ene compartiment naar het andere gaan; bij de tweede groep bleef de guillotine-deur gedurende 2 minuten gesloten. Gemeten werd de tijd, die er verliep voordat de rat vanuit het compartiment, waarin hij geplaatst was, ging naar het andere compartiment.

Bij de groepen, waarbij de guillotine-deur onmiddellijk openging, bleek de verzadigde groep aanvankelijk sneller naar het tweede compartiment te gaan dan de gedepriveerde groep. Dit verschil verdween echter nadat er enige trials gegeven waren. Bij de groepen waarbij de guillotine-deur 2 minuten dicht bleef, bleek de gedepriveerde groep een significant grotere "running-speed" te vertonen dan de verzadigde groep. Dit verschil nam toe in functie van de trials. Experimentele verhoging van de nieuwigheid van beide compartimenten deed de running-speed niet toenemen bij de groepen, die onmiddellijke toegang hadden tot het tweede compartiment, wel echter bij de groepen met 2 minuten wachttijd, vooral bij de hongerige groep. Uit de gegevens, die Zimbardo en Miller publiceerden blijkt, dat met 0 minuten uitstel de periode, gedurende welke de hongerige dieren het eerste compartiment verkenden, aanzienlijk beneden de twee minuten bleef. De resultaten van het experiment wettigen de opvatting, dat gedepriveerde dieren niet alleen meer intensief exploreren, maar ook in sterkere mate gericht zijn op nieuwe prikkels dan verzadigde dieren. Ze zijn congruent met de hypothese, dat deprivatie een verlaging van de reactiedrempel met betrekking tot exploratieve activiteit bewerkstelligt.

Een gedeeltelijke bevestiging van Zimbardo en Miller's resultaten is te vinden in een onderzoek van Chapman en Levy (1957). Zij plaatsten hongerige en verzadigde ratten aan het begin van een ± 185 cm lange gang, die toegang gaf tot een kleine ruimte. De

dieren kregen 9 trials, waarna de nieuwheid van het kleine compartiment werd verhoogd. Verzadigde dieren bereikten de kleine ruimte gedurende de eerste 9 trials significant sneller dan de hongerige dieren. Introductie van nieuwheid gedurende de tiende trial leidde tot een sterke verhoging van de snelheid bij de verzadigde groep en tot een niet-significante verhoging bij de hongerige groep.

Een mogelijke verklaring voor de discrepantie tussen Zimbardo en Miller's resultaten bij de hongerige groep met 2 minuten wachttijd en de niet-significante toename in snelheid bij verandering van nieuwheid van de kleine ruimte in Chapman en Levy's experiment, is gelegen in het zeer aanzienlijke verschil in grootte tussen het startcompartiment van de eerstgenoemde onderzoekers en de gang. Deze laatste kan tot een aanzienlijk langere exploratie aanleiding geven hebben dan het kleine compartiment. De mogelijkheid is verder niet uitgesloten, dat het feit, dat Zimbardo en Miller mannelijke ratten gebruikten bij hun onderzoek en Chapman en Levy vrouwtjes, van invloed was op de resultaten. Thompson (1953) vond immers, zoals reeds vermeld, verschillen in exploratieve activiteit tussen mannelijke en vrouwelijke ratten.

Ook aan het gebruik van running-speed als index voor de mate van exploratieve activiteit kleefte een ernstig bezwaar. Als ten gevolge van de deprivatie de frequenties veranderen, waarmee de diverse gedragsvormen, die het gedragsrepertoire van het dier constitueren, voorkomen, dan kan dit zijn neerslag hebben in de snelheid, waarmee het dier naar een nieuwe stimulus toegaat. Een toename van de frequentie van freezing zal b.v. een verlangzaming tot gevolg hebben; een toename van lopen mogelijkwerwijze een versnelling.

Richards en Leslie (1962) trachtten dit bezwaar te ondervangen. Zij plaatsten hongerige, dorstige en verzadigde ratten in een T-vormige doolhof. Met een van de horizontale armen van de T waren de dieren van te voren reeds vertrouwd gemaakt; de andere arm was voor hen nieuw. Het bleek nu, dat hongerige en dorstige ratten van beide geslachten de nieuwe stimulus significant vaker kozen dan de verzadigde controlegroep. Terwijl bij de vrouwtjesratten de dorstige dieren de nieuwe stimulus vaker kozen dan de hongerige ratten, was bij de mannetjesratten precies het omgekeerde het geval. De vrouwtjesratten van de verzadigde groep kozen de nieuwe stimulus ook significant vaker dan de mannetjes van de verzadigde groep. De resultaten van dit experiment zijn in overeenstemming met het eerder geopperde vermoeden, dat bij gedepriveerde dieren een nieuwe stimulus eerder een novelty reactie oproept dan bij verzadigde dieren. Overzien we nu het geheel aan bevindingen. In situaties, die geen of nagenoeg geen appèl doen op exploratieve activiteit (loopwiel, verblijfkooi) brengt deprivatie vooral een toename van activiteit teweeg, wanneer een verandering in stimulatie wordt geïnduceerd en wanneer stimuli, waaraan de "consummatory response" wordt geconditioneerd, worden aangeboden. In situaties, die wel een beroep doen op exploratieve activiteit, treedt geen toename op in deze activiteit, wanneer de structuur van de situatie weinig complex is. In situaties daarentegen, die weinig homogeen zijn, treedt een aanzienlijke toename in exploratief gedrag op. Deze toename heeft zowel betrekking op het intensiever verkennen van de afzonderlijke onderdelen van de situatie als ook op de omvang van het gebied, dat wordt geëxploreerd. Nieuwe prikkels brengen gedepriveerde dieren meer tot exploratieve activiteit dan verzadigde dieren. Deze gegevens zijn congruent met de hypothese van Campbell en Sheffield, dat deprivatie de reactiedrempel met betrekking tot stimuli verlaagt.

1.4 Deprivatie en mate van activatie

Brengen we deze hypothese in verband met Duffy's concept van activatie, dan blijkt, dat deprivatie het niveau van activatie verhoogt. Duffy immers stelt, dat er een posi-

tieve relatie bestaat tussen de hoogte van de activatie en de mate van sensorische sensitiviteit. Als ten gevolge van deprivatie de reactiedrempel ten aanzien van stimuli verlaagd wordt, betekent dit dat het dier sensitiever is geworden. Dit impliceert, dat deprivatie het niveau van activatie verhoogt. Duffy wees er terecht op, dat men de mate van activiteit niet zonder meer als synoniem beschouwen mag aan de mate van activatie. "It appears rather to be a particular form of overt expression of the degree of activation" (p. 198). Wanneer de stimuli, die het dier tot activiteit brengen achterwege blijven, kan een hoog niveau van activatie samengaan met een minimum aan activiteit.

§ 2. *Het effect van water-deprivatie op het gedragsrepertoire en de locomotorische activiteit in een nieuwe omgeving*

2.1 Probleemstelling

In het vorige hoofdstuk hebben we gesuggereerd, dat de mate van activatie kan worden uitgedrukt in de frequenties, waarmee S- en G-gedragingen voorkomen. Als dit vermoeden juist is, zou het betekenen, dat verhoging van de mate van activatie zou moeten leiden tot een toename van de frequentie van S-gedrag en een afname van de frequentie van G-gedrag. Bovendien zou de frequentie van F-gedrag ten gevolge van de grotere sensitiviteit van het dier moeten toenemen. Zoals we boven vermeld hebben, neemt de mate van activatie toe als gevolg van deprivatie. Men kan derhalve verwachten, dat onder invloed van deprivatie de frequenties waarmee de diverse gedragsvormen uit het gedragsrepertoire van het dier voorkomen, zullen gaan verschuiven, en wel zodanig dat S en F zullen toenemen en G afneemt. Een onderzoek van Bolles (1963) geeft enige aanwijzingen met betrekking tot de juistheid van deze hypothese. Bolles observeerde het gedrag van hongerige en verzadigde ratten in hun normale verblijfkooien met behulp van een soort van time-sample methode. De volgende gedragscategorieën werden hierbij gehanteerd: "grooming", eten, drinken, slapen, rusten en activiteit (lopen, rechtop gaan staan, exploreren, kauwen aan delen van de kooi). Het gemiddelde interval tussen 2 opeenvolgende observaties bij dezelfde rat bedroeg ongeveer 1 minuut. Waarnemingen werden gedaan gedurende het gehele etmaal, op de laatste dag voor het ingaan van de deprivatie-conditie, op de eerste, negende, tiende, elfde en twaalfde dag van de deprivatieperiode en op de derde en vierde dag na het beëindigen van de deprivatieperiode.

De frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen voorkwamen, vertoonden geen significante verschillen tussen de verzadigde groep en de hongerige groep na 1 dag deprivatie. Na 9 dagen deprivatie vertoonden de frequenties wel significante verschillen tussen de twee groepen. De hongerige dieren waren significant meer actief ($p < .01$); rustten meer ($p < .01$); manifesteerden minder grooming ($p < .01$); gingen minder drinken ($p < .01$) en – uiteraard – minder eten ($p < .01$). Ook de gedragscategorie slapen kwam bij de gedepriveerde groep minder voor dan bij de verzadigde groep, zij het slechts licht significant ($p < .10$). Nadat de hongerige dieren weer op een ad libitum schema waren teruggebracht, bleken de frequenties, waarmee de gedragsvormen optraden, niet meer te verschillen van de frequenties, die de laatste dag voor de deprivatieperiode gevonden werden.

Wanneer men slapen, rusten en actief zijn beschouwt als liggende op een zg. "arousal"-continuüm (met rusten tussen slapen en actief zijn in) dan vormen de resultaten een sterke aanwijzing voor een verhoogde arousal of activatie onder invloed van deprivatie. In een toestand nu van activatie blijkt grooming minder vaak op te treden dan in een toestand van normale activatie.

Aan het onderzoek van Bolles kleven enige bezwaren. De waarnemingen hadden

betrekking op het gedrag van de dieren in hun normale verblijfkooien, waarin zij ook hun eten kregen. Een deel van de verschillen in de frequenties der verschillende gedragsvormen tussen de verzadigde en hongerige ratten kan toegeschreven worden aan het feit, dat een der categorieën (eten) bij de hongerige groep gedurende de observatieperiodes eenvoudig niet kon voorkomen.

Ook is het niet uitgesloten dat de observator, die de dieren tevens voederde, gedurende de duur van de deprivatieperiode ging fungeren als een stimulus, waaraan de "consummatory response" werd gekoppeld. Uit de gegevens van het experiment blijkt, dat vooral gedurende twee à drie uren vóór het begin van het voeren de gedragscategorie "actief-zijn" zeer frequent voorkwam. In dezelfde periode vertoonde de frequentie van grooming de sterkste daling.

Uit de definiëring van de categorie "rusten" blijkt verder, dat er geen onderscheid gemaakt werd tussen rustig stilzitten en "freezen", twee gedragsvormen, die ongetwijfeld verschillen in hun "arousal" waarde. Voorts geeft het onderzoek geen enkel uitsluitsel over de aard van de locomotorische activiteit.

Teneinde na te gaan of onze hypothese, dat een verhoging van de mate van activatie onder invloed van deprivatie leidt tot een verhoging van de frequenties van S en F en een verlaging van de frequentie van G, juist is, besloten we een onderzoek te doen waarin de bovengenoemde bezwaren tegen het onderzoek van Bolles zoveel mogelijk zouden worden ondervangen.

2.2 Procedure

Bij dit onderzoek maakten we gebruik van dezelfde ratten als bij het exploratieve onderzoek, beschreven in hoofdstuk III, caput 3.1, te weten 14 S1's en 14 S3's van het mannelijk geslacht. De tijdsperiode tussen het exploratieve onderzoek en dit experiment bedroeg 19 tot 28 dagen. Uitgaande van de in het exploratieve onderzoek verkregen data werden de dieren van ieder van beide stammen zoveel mogelijk verdeeld in twee gelijke groepen van 7 ratten.

De twee experimentele groepen, S1WD en S3WD, werden negen dagen voor het begin van de observatieperiode geplaatst op een 23 uur waterdeprivatie schema. Dit had tot gevolg, dat hun gewicht na negen dagen gereduceerd was tot gemiddeld 85% bij de S1WD groep en gemiddeld 87% bij de S3WD groep in vergelijking tot het oorspronkelijk gewicht. Iedere dag ontvingen de dieren om 21.30 in hun normale verblijfkooien hun portie water.

De dieren van de twee controlegroepen, S1C en S3C, hadden gedurende de gehele periode in hun verblijfkooien vrijelijk de beschikking over voedsel en water.

Voor de aanvang van de observatieperiode werden de dieren geplaatst in de observatiedoos, beschreven in hoofdstuk III, caput 3.1. De procedure, die bij het observeren gebruikt werd, was volledig gelijk aan die welke bij het exploratieve onderzoek werd aangewend. Geobserveerd werd wederom tussen 15.00 en 19.00 uur.

De door ons gebruikte procedure heeft het voordeel, dat de activiteit, die resulteert uit de aanwezigheid van stimuli, waarin in het verleden de "consummatory response" gekoppeld werd, grotendeels wordt geëlimineerd. Het feit dat in de observatiedoos bij beide groepen geen eten of drinken aanwezig was, maakt een meer nauwkeurige vergelijking tussen de watergedepriveerde en verzadigde groepen mogelijk. Het tijdsinterval van 2 tot 6 uur tussen de observatieperiode en het tijdstip, waarop de dieren te drinken kregen, lijkt voldoende om de verhoogde activiteit, die onmiddellijk aan het drinken voorafgaat, te ontgaan.

Door dieren te nemen, die reeds te voren in de observatiedoos geweest waren, werd het mogelijk om na te gaan in hoeverre naast effecten ten gevolge van de deprivatie

ook effecten ten gevolge van gewenning aan de nieuwe situatie een rol spelen. Men mag verwachten, dat als gewenningsfactoren een rol spelen, dit zal resulteren in een verlaagde activatie. Deze zou dan moeten blijken uit een toename van de frequentie van G en een afname van de frequentie van S.

Behalve de frequenties van voorkomen van de vijf gedragsvormen, registreerden we tevens de plaats, waar het dier zich bij iedere observatie bevond. Op deze wijze was het mogelijk om een nadere specificatie te verkrijgen met betrekking tot eventuele veranderingen in de aard van de locomotorische activiteit onder invloed van deprivatie en gewenning.

2.3 Resultaten

A. Resultaten met betrekking tot de frequenties van voorkomen van de vijf gedragsvormen S, W, F, G en L (tabel 36)

Uit de resultaten blijkt dat onze hypothese, dat verhoogde activatie, resulterend uit waterdeprivatie, leidt tot een toename van S en een afname van G, kan worden aangenomen, althans zeker voor wat de S1's betreft. Bij de S3's verschilden helaas beide groepen reeds bij de voormeting licht significant van elkaar met betrekking tot de frequentie van G. De richting, waarin de frequentie van G verschuift onder waterdeprivatie, is echter in overeenstemming met de bevindingen bij de dieren van de S1 stam. Ook bij S3's vertonen de watergedepriveerde dieren een significant hogere frequentie van S dan de controledieren.

Refereren we de bij de tweede meting verkregen frequenties aan die van de eerste meting bij het exploratieve onderzoek, dan blijkt dat waterdeprivatie leidt tot een toename van S en een afname van G, terwijl gewenning leidt tot een afname van S en een toename van G. Onze opvatting, dat de frequenties van S en G een index vormen voor de mate van activatie, lijkt in het licht van deze resultaten aanvaardbaar.

Wat het voorkomen van F betreft, blijkt dat bij beide groepen WD en C de frequentie is toegenomen. Deze toename is bij de S1's significant groter bij de WD-groep dan bij de C-groep. Ook bij de S3's is eenzelfde tendens aanwezig, zij het niet significant. De moeilijkheid, ten aanzien van Bolles' categorie "rusten" doet zich ook hier voor bij onze categorie F. Was het probleem bij Bolles' experiment, in welke mate "freezing" gecodeerd werd als rusten, bij ons experiment doet zich het omgekeerde voor, zij het in mindere mate, omdat als voorwaarde voor de codering F gesteld werd, dat er tijdens of onmiddellijk voorafgaand aan dit gedrag een geluid of beweging in de kamer diende aanwezig te zijn.

Met betrekking tot de gedragsvormen W en L werden bij de S1's geen significante verschillen gevonden tussen de WD- en de C-groep.

Bij de S3's blijkt er tussen beide groepen wel een significant verschil te bestaan in de frequentie, waarmee L voorkomt. Een moeilijkheid bij de evaluatie van dit verschil vormt het feit, dat beide groepen ook bij de eerste meting al aanzienlijke verschillen vertoonden in de frequentie van L.

De vraag rijst of de verschillen tussen S1's en S3's in de opbouw van het gedragsrepertoire, zoals ze gevonden werden in het exploratieve onderzoek, ook gehandhaafd blijven, wanneer waterdeprivatie of gewenning worden geïntroduceerd. Uit de resultaten (tabel 37) blijkt dat dit het geval is bij de categorieën S en G. De verschillen in de frequentie van W, die bij de eerste meting gevonden werden, blijken zowel onder waterdeprivatie als onder gewenning niet meer significant. De niet-significante verschillen in de frequentie van L blijven ook in de tweede meting gehandhaafd. Ten aanzien van F kan worden geconstateerd, dat onder invloed van gewenning het significante

verschil aanwezig blijft, terwijl onder waterdeprivatie het bij de eerste meting niet-significante verschil nu wel significant blijkt te zijn.

		S1				S3			
		\bar{X}_{WD}	\bar{X}_C	U	p	\bar{X}_{WD}	\bar{X}_C	U	p
S	1e meting	52,4	56,1	21	.355	85,0	80,9	24	.500
	2e meting	61,9	43,4	11	.049	88,9	71,1	7	.013
W	1e meting	9,3	9,4	24	.500	15,1	15,6	23,5	.451 < p < .500
	2e meting	8,7	8,1	23,5	.451 < p < .500	10,3	8,3	21	.355
F	1e meting	16,3	10,7	19	.267	20,7	18,3	22	.402
	2e meting	39,3	15,1	3,5	.002 < p < .003	26,6	33,7	20	.310
G	1e meting	66,0	67,4	20	.310	19,7	31,0	13	.082
	2e meting	28,1	82,7	4,5	.003 < p < .006	17,1	36,6	5	.006
L	1e meting	6,0	6,3	22	.402	9,4	4,3	17,5	.191 < p < .228
	2e meting	12,0	0,6	15	.130	7,1	0,3	8	.019

Tabel 36. Gemiddelde frequenties van voorkomen van de vijf gedragsvormen bij het exploratieve onderzoek (1e meting) en bij dit experiment (2e meting) bij watergedepriiveerde (WD) en verzadigde (C) ratten van de S1 en S3 stammen. Bij de toetsing werd gebruik gemaakt van de Mann-Whitney U toets, one-tailed. (Siegel, 1956).

		WD				C			
		1e meting		2e meting		1e meting		2e meting	
		S1 — S3		S1 — S3		S1 — S3		S1 — S3	
		U	p	U	p	U	p	U	p
S	2	.001		5,5	.006 < p < .009	8	.019	8	.019
W	12,5	.064 < p < .082		20	.310	11	.049	21	.355
F	17	.191		12,5	.064 < p < .082	10,5	.036 < p < .049	8	.019
G	0	.000		12,5	.064 < p < .082	4	.003	6	.009
L	20,5	.310 < p < .355		24,5	.500 < p < .549	17	.191	21	.355

Tabel 37. Toetsing van de verschillen in de frequenties van S, W, F, G en L tussen S1's en S3's bij de 1e meting (exploratief onderzoek) en de 2e meting onder invloed van waterdeprivatie (WD) en gewinning (C). De gebruikte toets is de Mann-Whitney U toets, one-tailed (Siegel, 1956).

B. Resultaten met betrekking tot acht aspecten van de locomotorische activiteit over alle 150 observaties (tabel 38)

Wat betreft de verschillende maten, waarin de locomotorische activiteit werd beschreven, blijken er geen significante verschillen te bestaan tussen de WD- en C-groepen. De enige uitzondering hierop vormen: 1) een significant verschil met betrekking tot de doorlopen afstand tussen beide groepen bij S3's en 2) een significant verschil in het aantal velden, dat tijdens de observatieperiode bezocht werd, bij dezelfde stam. In beide gevallen vertoonden de WD- en C-groepen ook tijdens de eerste meting reeds aanzienlijke verschillen.

De resultaten met betrekking tot de locomotorische activiteit zijn in overeenstemming

met onze verwachting – gebaseerd op het onderzoek van Hall, Low en Hanford (1960) – dat de exploratieve activiteit in een vrij homogene situatie niet onderhevig is aan veranderingen als gevolg van deprivatie, wanneer als maat voor de exploratieve activiteit geldt de mate van locomotorische activiteit.

		S1				S3			
		\bar{X}_{WD}	\bar{X}_C	U	p	\bar{X}_{WD}	\bar{X}_C	U	p
doorlopen afstand (DA)	1e meting	120,9	123,3	23	.451	259,6	227,1	16	.159
	2e meting	159,3	105,4	19,5	.267 < p < .310	260,9	223,3	13	.082
alternaties (A)	1e meting	49,0	50,9	23	.451	93,6	89,4	23	.451
	2e meting	57,9	40,9	14	.104	90,6	81,7	20,5	.310 < p < .355
DA/A	1e meting	2,4	2,3	23	.451	2,8	2,5	16	.159
	2e meting	2,6	2,5	23	.451	2,9	2,7	20	.310
aantal bezochte velden	1e meting	15,7	15,4	24	.500	26,4	24,7	18	.228
	2e meting	16,4	14,6	21	.355	27,1	24,1	12,5	.064 < p < .082
L ROA	1e meting	63,92	62,58	24	.500	28,79	32,65	24	.500
	2e meting	56,33	67,12	17	.191	28,26	32,03	22	.402
H-velden	1e meting	115,6	114,9	24	.500	66,7	66,7	23	.451
	2e meting	110,0	119,0	18,5	.228 < p < .267	73,4	71,7	22	.402
Z-velden	1e meting	28,9	30,7	22	.402	64,3	69,4	23	.451
	2e meting	36,7	28,3	20	.310	59,6	63,9	20,5	.310 < p < .355
M-velden	1e meting	5,6	4,4	17	.191	19,0	13,9	21	.355
	2e meting	3,3	2,7	21,5	.355 < p < .402	17,0	14,4	22	.402

Tabel 38. Gemiddelde waarden van 8 aspecten van de locomotorische activiteit bij het exploratieve onderzoek (1e meting) en bij dit experiment (2e meting) bij watergedepriveerde (WD) en verzadigde (C) ratten van de S1 en S3 stammen. Bij de toetsing werd gebruik gemaakt van de Mann-Whitney U toets, one-tailed (Siegel, 1956).

C. Resultaten met betrekking tot vijf aspecten van de locomotorische activiteit tijdens S en W (tabel 39)

Omdat onder invloed van waterdeprivatie de frequentie van S toeneemt en onder invloed van gewinning afneemt, leek het zinvol om, evenals in het exploratieve onderzoek en de replicatie gedaan werd, een afzonderlijke analyse te doen over de locomotorische activiteit tijdens S en W. Uit de resultaten blijkt, dat bij S1's ten aanzien van geen der vijf maten verschillen bestaan tussen de WD- en C-groep. Bij de S3's blijken de WD- en C-groepen significant te verschillen in het aantal verschillende vakken, waarin tijdens de observatieperiode S en W optrad, en in de mate van LMR (S+W). Het aantal verschillende velden, waarin S en W optraden, neemt onder invloed van waterdeprivatie toe en onder invloed van gewinning af. Ten aanzien van de LMR (S+W) blijkt er een geringe afname te bestaan onder waterdeprivatie en een relatief grote toename onder invloed van gewinning.

2.4 Conclusies

De resultaten van dit onderzoek wettigen 3 conclusies:

1. De frequenties, waarmee S en G optreden, vormen een index voor de mate van activatie en wel in deze zin, dat er een positieve correlatie bestaat tussen de mate

van activatie en de frequentie van S en een negatieve correlatie tussen de mate van activatie en de frequentie van G. De hypothese dat in verzadigde toestand S3's in een nieuwe omgeving een grotere mate van activatie bezitten dan S1's, lijkt daarmee bevestigd.

2. Daar er enerzijds geen of nagenoeg geen verschillen gevonden werden in de diverse aspecten van de locomotorische activiteit en anderzijds wel significante verschillen aangetoond konden worden in de frequentie waarmee S oprad, dient te worden aangenomen, dat eenzelfde ruimte onder invloed van waterdeprivatie meer intensief besnuffeld wordt dan onder invloed van gewenning. Dit is in overeenstemming met de eerder geformuleerde opvatting, dat deprivatie leidt tot een lagere reactiedrempel met betrekking tot nieuwe stimuli, of, anders gezegd, dat onder invloed van deprivatie de grootte van de nieuwheid van een prikkel, die een snuffelreactie oproept, kleiner is dan onder invloed van gewenning.
3. Onder invloed van deprivatie treedt er niet zozeer een verandering op in de mate van de activiteit als wel in de aard van de activiteit.

		S1				S3			
		\bar{X}_{WD}	\bar{X}_C	U	p	\bar{X}_{WD}	\bar{X}_C	U	p
LMR(S+W)	1e meting	46,08	46,91	24	.500	21,37	22,38	24	.500
	2e meting	40,91	43,96	22	.402	19,73	27,3	13	.082
bezochte velden (S x W)	1e meting	15,6	15,4	24	.500	25,4	24,6	21,5	.355 < p < .402
	2e meting	16,3	14,3	20,5	.310 < p < .355	27,0	22,9	9,5	.027 < p < .036
H(S+W) velden	1e meting	53,38	53,24	24	.500	32,97	32,85	24	.500
	2e meting	52,47	53,39	20	.310	37,96	37,93	23	.351
Z(S+W) velden	1e meting	38,52	40,43	21	.355	52,24	53,52	22	.402
	2e meting	43,65	41,71	21	.355	48,25	49,90	20	.310
M(S+W) velden	1e meting	8,10	6,33	16	.159	14,79	13,63	24	.500
	2e meting	3,88	4,90	20,5	.310 < p < .355	13,79	12,17	22	.402

Tabel 39. Gemiddelde waarden van 5 aspecten van de locomotorische activiteit tijdens S en W bij het exploratieve onderzoek (1e meting) en bij dit experiment (2e meting) bij watergedepriveerde (WD) en verzadigde (C) ratten van de S1 en S3 stammen. Bij H-, Z-, en M-velden zijn de frequenties in percentages omgezet. Bij de toetsing werd gebruik gemaakt van de Mann-Whitney U toets, one-tailed (Siegel, 1956).

§ 3. Doolhofdocibiliteit en exploratief gedrag

3.1 Probleemstelling

Eerder hebben we het vermoeden geuit, dat de verschillen tussen S1's en S3's in doolhofdocibiliteit wel eens het gevolg zouden kunnen zijn van verschillen in exploratief gedrag. Nu gebleken is, dat beide stammen inderdaad verschillen in de mate, waarin ze een nieuwe omgeving exploreren, lijkt het van belang in een onderzoek na te gaan of de verschillen in doolhofdocibiliteit inderdaad voortspruiten uit deze verschillen in exploratieve activiteit.

Alle tot nu toe gedane onderzoeken met betrekking tot het leren van doolhofproblemen door S1's en S3's maakten gebruik van een zg. correctie procedure. Het binnengaan in een gang, die niet tot voedsel of water leidde, heeft bij deze procedure slechts tot gevolg dat het voedsel of water later wordt bereikt. Dit impliceert dat het voor het

dier mogelijk is exploratief bezig te zijn zonder dat dit tot gevolg heeft dat het voedsel of water onbereikbaar wordt. De rat kan in een dergelijke situatie zowel zijn "exploratory drive" als zijn honger- of dorst- "drive" bevredigen. Bij de correctie procedure is het niet mogelijk na te gaan of het binnengaan in een doodlopende gang het resultaat is van een exploratief gedreven worden dan wel van een niet-weten, welke de naar het voedsel leidende gang is.

In een non-correctie procedure, waarbij het dier verhinderd wordt om een doodlopende gang, waarin het is binnengegaan weer te verlaten, kan blijken wat het dier meer aantrekt: exploreren of het stillen van honger of dorst. Bevrediging van het ene sluit bevrediging van het andere uit. Wanneer men enerzijds de structuur van de doodlopende gang zo eenvoudig mogelijk en zoveel mogelijk gelijk houdt aan die van de gang, waarin het eten of drinken zich bevindt, en men anderzijds een behoorlijke mate van deprivatie introduceert, dan lijkt het aannemelijk, dat het dier in een dergelijke situatie eerder zal neigen tot de bevrediging van zijn honger- of dorst- "drive" dan tot die van zijn "exploratory drive". Onder de restrictie dat deze assumptie gerechtvaardigd is, kan het binnengaan in de niet tot het eten of drinken leidende gang beschouwd worden als een uiting van het niet-weten, welke gang naar het eten of drinken leidt; met andere woorden als een fout.

De vraag is nu, of er bij een dergelijke non-correctie procedure verschillen bestaan tussen beide stammen in de doolhofdocibiliteit. Zo zij gevonden worden, dan kunnen zij met meer recht beschouwd worden als verschillen met betrekking tot de snelheid waarmee een probleem geleerd wordt dan als verschillen in de mate van exploratief bezig zijn. Als de tot nu toe gevonden verschillen in doolhofdocibiliteit tussen S1's en S3's inderdaad het gevolg zijn van verschillen in exploratieve activiteit en als bij de non-correctie procedure de factor exploratie kan uitgeschakeld worden als een bron van fouten, dan zijn er twee redenen, die het waarschijnlijk maken, dat S3's bij een non-correctie procedure *betere* leerprestaties leveren dan S1's:

1. Wolfer et al. (1964) vonden dat onder voedseldeprivatie S3's gedurende de eerste vijf minuten van de voederperiode in hun verblijfkooien significant meer aten dan S1's. S3's zijn er dus blijkbaar meer op gericht de bestaande honger- "drive" te reduceren dan S1's, althans in hun normale verblijfkooien. Searle (1949) concludeerde weliswaar, dat S3's meer apathisch waren dan S1's ten aanzien van voedsel, maar zijn bevindingen hebben betrekking op doolhofgedrag, waar exploratie mogelijk was en niet ten koste ging van het eten. Daar de situatie bij een non-correctie procedure meer gelijk is aan die in de verblijfkooi dan bij een correctie procedure, lijkt het aannemelijk dat bij de eerste procedure de gerichtheid op het opheffen van de deprivatie sterker is dan bij de tweede. Men mag verwachten, dat bij de non-correctie procedure de grotere motivatie bij de S3's dan bij de S1's het leren van het probleem bij de S3's meer begunstigt dan bij de S1's.
2. Sheffield en Campbell (1954) wijzen er op, dat in een doolhof de "consummatory response" van de gedepriveerde dieren kan gekoppeld worden aan de stimuli, die in de doolhof aanwezig zijn en wel vooral aan die stimuli, die het dichtst bij de "goalbox" liggen. In de verhoogde activiteit als gevolg van de uit deze conditionering resulterende frustratie zullen de aspecten, die het meest direct leiden tot de "consummatory response" gaan domineren. Het gevolg hiervan is dat de verhouding tussen correcte en niet-correcte reacties steeds meer gaat verschuiven ten gunste van de correcte. Omdat onder waterdeprivatie S3's een hogere graad van activatie vertonen dan S1's, zich uitend in een verhoogde sensorische sensitiviteit en een verlaagde reactiedrempel, mag men verwachten, dat de conditionering van de "consummatory response" aan de doolhofstimuli bij S3's sneller en in grotere mate zal plaatsvinden dan bij S1's. Het gevolg hiervan is, dat correcte reacties bij

de S3's sneller zullen optreden dan bij S1's, met andere woorden, dat S3's sneller zullen leren dan S1's.

Bij de keuze van het te leren probleem is het van groot belang een situatie te creëren, waarin S1's in het verleden superieur bleken aan de S3's. Omdat de oorspronkelijke selectie van Tryon's "maze-bright" en "maze-dull" ratten plaatsvond in een situatie, die een ruimtelijke discriminatie vereiste en voorts de S1's bij onoplosbare problemen een duidelijke voorkeur te zien gaven voor ruimtelijke hypothesen, ligt het voor de hand een leerprobleem te kiezen, dat een beroep doet op ruimtelijke discriminatie.

Zoals reeds eerder werd vermeld vonden een aantal onderzoekers geen verschillen tussen beide stammen in doolhofdocibiliteit, wanneer slechts een trial per dag werd gegeven; bij een groot aantal trials per dag bleken de S1's daarentegen soms superieur aan de S3's. Het verdient derhalve de voorkeur in ons onderzoek zoveel mogelijk trials per dag te geven om zo de S1's te begunstigen boven de S3's.

Omdat voorts Rosenzweig (1964) vermeldt, dat S1's meer fouten maakten dan S3's in een "shock-avoidance" situatie, terwijl uit diverse onderzoeken blijkt, dat de S1's superieur zijn aan S3's wanneer een probleem geleerd werd onder honger- of dorstmotivatie, moet in ons onderzoek honger- of dorstmotivatie geprefereerd worden boven shock-avoidance motivatie.

We kunnen nu onze hypothese als volgt formuleren: *Wanneer beide stammen onder honger- of waterdeprivatie een ruimtelijk discriminatieprobleem moeten leren, waarbij zij een groot aantal trials snel achter elkaar krijgen, zullen bij een non-correctie-procedure de S3's in leerprestaties superieur zijn aan de S1's.*

3.2 Procedure

Bij het onderzoek werd gebruik gemaakt van dezelfde dieren als in het exploratieve onderzoek, te weten 14 ♂ S1's en 14 ♂ S3's. Op het tijdstip van het experiment waren de dieren ongeveer 215 dagen oud. Het onderzoek werd gedaan in een doolhof van onderstaande vorm (fig. 3).

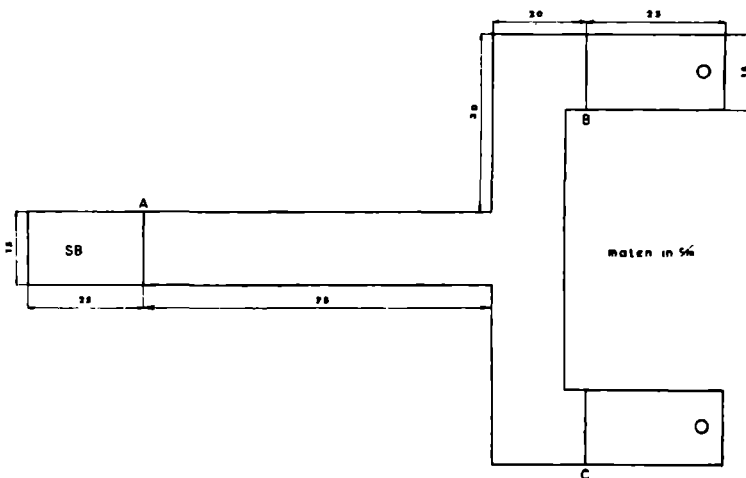


Fig. 3. Plattegrond van de bij het onderzoek gebruikte doolhof. De hoogte van de zijwanden bedraagt 12 cm. A, B en C representeren guillotinedeuren. SB = startbox.

De wanden waren medium grijs van kleur. De bovenkant van de doolhof bestond uit plexiglas. De doolhof was geplaatst op een tafel in het midden van de onderzoekruimte; deze ruimte was rechthoekig van vorm en bevatte geen stimuli, die een links-rechts discriminatie mogelijk maakten. De verlichting bestond uit 4 lampen van 15 Watt, die bevestigd waren in een houten bak met een matglazen bodem. De afstand tussen het matglas en de bodem van de doolhof bedroeg 90 cm.

Vier dagen vóór het begin van de preliminaire training werden alle dieren gesteld op een 23,5 uur waterdeprivatie-schema. Op de eerste dag van de preliminaire training leerden de dieren gedurende een tiental trials in een korte loopweg naar een bakje water te gaan. De daaropvolgende dag werd hetzelfde gedaan in een lange loopweg. De derde dag leerden de dieren om in de in het onderzoek te gebruiken doolhof naar het bakje water te gaan. Gedurende de eerste vijf trials werd de linkerarm van de doolhof afgesloten, gedurende de volgende vijf trials de rechterarm. De vierde dag kregen de dieren eerst twee gedwongen trials naar de linkerarm en vervolgens eenzelfde aantal trials naar de rechterarm van de doolhof. De vijfde dag waren beide armen van de doolhof open gedurende de eerste drie trials; de dieren konden in elk van beide armen gaan drinken; bij de volgende drie trials werden de dieren gedwongen en wel in die zin, dat ieder dier gedurende de zes trials van die dag even vaak in beide armen van de doolhof had gedronken.

Nadat de dieren op deze wijze vertrouwd waren gemaakt met de testsituatie en ze in de gelegenheid waren geweest de doolhof in al zijn onderdelen te verkennen, vond het eigenlijke onderzoek plaats. Op basis van zijn vrije keuzen op de laatste dag van de preliminaire training werd de voorkeur van ieder dier bepaald. Vervolgens werd in de minst geprefereerde arm een vol bakje water geplaatst en in de andere arm een leeg bakje. Op een en dezelfde dag kreeg ieder dier zoveel trials als nodig waren om het gestelde criterium van tien opeenvolgende trials naar de arm, waar zich het water bevond, te halen.

Bij het begin van iedere trial werd het dier geplaatst in het start-compartiment; na vijf seconden werd guillotine-deur A geopend. Onmiddellijk nadat het dier de guillotine-deuren B of C gepasseerd was, werden deze gesloten. Het dier bleef gedurende 10 seconden opgesloten in het eind-compartiment, waarna de volgende trial een aanvang nam. Bij 7 S1's en 6 S3's bevond het bakje water zich in de rechterarm; bij de rest van de dieren in de linkerarm van de doolhof. Het onderzoek vond plaats telkens tussen 16.00 en 20.00 uur.

3.3 Resultaten

De resultaten van het experiment waren als volgt: De S1's hadden gemiddeld 22,9 trials nodig om het gestelde criterium te halen, de S3's 20,0. Het verschil is niet significant (Mann-Whitney U toets, one-tailed $U = 72$; $p > .05$). Een significant verschil tussen beide stammen werd wel gevonden met betrekking tot het aantal gemaakte fouten. Dit bedroeg voor de S1's gemiddeld 4,9 en voor de S3's 2,6 (Mann-Whitney U toets, one-tailed, $U = 52$; $p < .025$). De S1's maken bij het leren van dit probleem significant meer fouten dan de S3's.

Onze hypothese wordt derhalve door deze resultaten geverifieerd. Bij een leerprobleem, dat in al zijn onderdelen de S1's begunstigde boven de S3's, blijken S3's betere leerprestaties te leveren dan de S1's, wanneer de factor exploratie onder controle wordt gehouden.

Eén punt verdient nog de aandacht. Wanneer we voor iedere S1 en S3 de verhouding bepalen tussen het aantal fouten en het aantal trials, dan blijkt deze ratio voor S3's significant kleiner te zijn dan voor S1's ($\bar{X}_{S3} = 0,13$; $\bar{X}_{S1} = 0,20$; Mann-Whitney U

toets, one-tailed, $U = 57$, $p < .05$). Dit impliceert dat bij de S3's het aantal fouten meer gespreid ligt over het aantal trials dan bij S1's. De gemiddelde lengte van een serie opeenvolgende correcte trials is bij S3's groter dan bij S1's. De vraag rijst wat aan dit verschil ten grondslag ligt.

Een mogelijk antwoord hierop kan liggen in de suggestie, dat S3's een grotere alternatie-tendens hebben dan S1's. Dit zou betekenen, dat een aantal fouten van de S3's te wijten kunnen zijn aan de opbouw van een grotere stimulus satiatie, die hun noopt andere stimuli op te zoeken. Met andere woorden: de mogelijkheid bestaat, dat een aantal fouten van de S3's het gevolg is niet van een niet-weten, welke de naar het water leidende arm is, maar van een sterke alternatie-tendens, die zoals we reeds eerder gezien hebben, beschouwd kan worden als een uiting van exploratieve activiteit. Als ons vermoeden juist is, zou dat impliceren, dat bij een afdoende controle van deze alternatie-tendens het verschil in leerprestaties tussen beide stammen nog groter zou zijn dan we vonden en wel ten gunste van de S3's.

§ 4. *Retentie en activatie*

4.1 Probleemstelling

De resultaten van het vorige onderzoek vormen een sterke steun voor de opvatting, dat de superioriteit van de S1's in leerprestaties, zoals ze in het verleden bij herhaling kon worden aangetoond, het gevolg is van het niet onder controle houden van de factor exploratie. Bij een non-correctie procedure, waarbij exploreren ten koste gaat van het verkrijgen van eten of water, blijken de S3's superieur aan de S1's, zelfs wanneer de leersituatie in velerlei opzicht de S1's begunstigt. Een belangrijk kenmerk van ons experiment was dat het probleem binnen een zeer korte tijd diende geleerd te worden. Bij veel van de vorige onderzoeken bij S1's en S3's werd het aantal trials gespreid over een aantal dagen. De mogelijkheid is niet uitgesloten, dat de slechtere leerprestaties van de S3's bij deze experimenten, waarbij iedere dag een bepaald aantal trials werd gegeven, het gevolg zijn van een slechtere retentie van deze stam. Met andere woorden: hoewel de S3's binnen iedere dagelijkse serie trials meer leerden dan S1's, ging bij hen veel meer van het geleerde verloren dan bij S1's in het interval tussen twee opeenvolgende series van trials.

Deze stelling kan gebaseerd worden op de volgende overwegingen:

Thompson (1957c) en Thompson en Bryant (1955) toonden aan dat visuele stimulatie, toegediend onmiddellijk na het leren van een visuele discriminatie, een nadelig effect had op de retentie van het geleerde. In ons exploratieve onderzoek en in de replicatie bleek, dat ook in verzadigde toestand S3's een grotere mate van activatie vertonen dan de S1's. Het feit dat de S3's in een dergelijke toestand meer alert zijn, meer gericht zijn op stimuli dan S1's, maakt, dat interfererende effecten van deze stimuli na het leren van een probleem bij S3's wel eens sterker zouden kunnen zijn dan bij S1's. Het is niet uitgesloten dat – door hun grotere activatie na het leren van een probleem – bij S3's de kans groter is dan bij S1's, dat het perseveratie-consolidatie proces onderbroken wordt ten gevolge van interfererende prikkels. Dit heeft dan tot gevolg dat de retentie bij S3's na 24 uur geringer is dan bij S1's.

4.2 Procedure

Teneinde deze mogelijkheid nader te onderzoeken, besloten we in aansluiting op het in de vorige paragraaf besproken experiment aan alle dieren een retentie-test te geven, 24 uur nadat ze het ruimtelijk discriminatieprobleem hadden geleerd. In het kader

hiervan verdeelden we de dieren van ieder van beide stammen in twee groepen van 7 ratten: een stimulusgroep (S) en een non-stimulusgroep (NS). De opzet was om beide groepen na het leren van het probleem bloot te stellen aan verschillende graden van stimulatie.

De procedure bij de twee S-groepen was als volgt: onmiddellijk nadat de rat het gestelde criterium bij het ruimtelijk discriminatieprobleem had gehaald, werd hij geplaatst in een verblijfkooi, waarin eten en water aanwezig waren. Na 10 min. werd hij overgebracht naar een Hebb-Williams doolhof, waarvan de tussenschotten verwijderd waren. Deze doolhof bevatte een achttal dorstige ratten, een aantal voorwerpen (handschoen, stekker, pingpongbal en enkele houten blokjes), twee lege drinkwaterflessen en een op volle sterkte spelende zakradio. De rat bleef gedurende een uur in deze stimulusrijke ruimte, waarna hij geplaatst werd in zijn normale verblijfkooi. Deze bevond zich in een kamer, die rijk was aan de bekende laboratoriumgeluiden. Het licht in de kamer ging om 22.00 uur uit en om 7.30 weer aan. In iedere verblijfkooi bevonden zich drie ratten. De volgende dag werd het dier op hetzelfde tijdstip als de dag tevoren weer in de doolhof (fig. 3) geplaatst, waarna hem via dezelfde procedure als in het voorafgaande experiment hetzelfde ruimtelijke discriminatieprobleem werd geleerd. Het gestelde criterium was weer 10 opeenvolgende trials naar de arm, waarin zich het bakje water bevond.

Ook de ratten van de twee NS-groepen werden na het behalen van het criterium gedurende 10 minuten geplaatst in de normale verblijfkooi, waarin eten en drinken aanwezig waren. Na deze 10 min. werd ieder dier gebracht in een verblijfkooi, die zich bevond in een volledig donkere, geluidarme kamer. Hier bleef het dier tot 1 uur vóór het begin van de volgende experimentele zitting. Op dat tijdstip werd de kooi, waarin het dier zich bevond, overgebracht naar dezelfde kamer, waarin zich ook de dieren van de S-groepen bevonden. Op hetzelfde tijdstip als de dag tevoren werd hen via dezelfde procedure hetzelfde probleem geleerd met als criterium weer 10 trials achter elkaar naar de arm, waar water aanwezig was. Gedurende de isolatieperiode leefden de dieren van de NS-groepen ieder apart in hun verblijfkooien. Zowel de S- als de NS-groepen werden ook de tweede keer getest onder waterdeprivatie.

De mate van retentie kan nu bepaald worden door de resultaten, verkregen bij de eerste confrontatie met het probleem te vergelijken met die, verkregen bij de tweede confrontatie. Wanneer de retentie na 24 uur optimaal is, zal het aantal fouten bij de hertesting nul bedragen en het aantal trials tien.

4.3 Resultaten

Tabel 40 geeft een overzicht van de gevonden resultaten. Hoewel het aantal trials bij de tweede confrontatie lager ligt bij alle vier groepen, is dit verschil slechts significant bij de S3S-groep. (Wilcoxon toets, one-tailed: $T = 0$, $p = .01$).

stam	groep	trials		fouten	
		\bar{X} test	\bar{X} hertest	\bar{X} test	\bar{X} hertest
S1	S	24,3	16,3	6,0	1,7
S1	NS	21,6	16,6	3,9	1,6
S3	S	20,4	11,1	2,9	0,4
S3	NS	19,6	13,6	2,3	0,9

Tabel 40. Gemiddeld aantal trials en fouten bij testen en hertesten bij de stimulus (S)- en non-stimulus (NS)-groepen van S1's en S3's.

Met betrekking tot de afname in het aantal fouten blijken 3 van de 4 groepen significante gegevens op te leveren, nl. bij de S1's de S-groep (Wilcoxon toets, one-tailed: $T = 0$, $p = .025$), en bij de S3's beide groepen (S-groep: $T = 0$, $p = .01$; NS-groep: $T = 0$, $p = .025$). Alhoewel niet optimaal, blijkt er een retentie te bestaan met betrekking tot het geleerde over een periode van 24 uur. Zowel in trials als in fouten konden geen significante verschillen bij het hertesten gevonden worden tussen de S- en NS-groepen. (*trials*: bij S1's: Mann-Whitney U toets, one-tailed, $U = 14,5$; $.104 < p < .130$; bij S3's: $U = 16$; $p = .159$; *fouten*: bij S1's: $U = 22,5$ $.401 < p < .451$; bij S3's: $U = 16$; $p = .159$). Wel bleken ook bij het hertesten de S3's beter te leren dan de S1's. Hadden de S1's gemiddeld 16,4 trials nodig om het criterium te halen en maakten ze daarbij gemiddeld 1,6 fouten, bij S3's bedroegen deze waarden resp. 12,4 en 0,6. Beide verschillen zijn significant (*trials*: Mann-Whitney U toets, one-tailed, $U = 49$, $p < .05$; *fouten*: $U = 47$, $p = < .02$). Terwijl bij de S1's slechts 2 dieren een optimale retentie hadden, bedroeg dit aantal bij de S3's 6. Het feit, dat de S1's bij het hertesten tot slechtere leerprestaties kwamen dan de S3's wijst er op, dat de afname in retentie over de periode van 24 uur bij hen groter moet zijn geweest dan bij S3's. In hoeverre het feit, dat S1's slechter leren dan S3's, zoals in het vorig experiment werd aangetoond, een rol speelt bij de bij het hertesten gevonden verschillen, kan in dit experiment niet worden bepaald.

De door ons gevonden resultaten maken de juistheid van de hypothese, dat S1's en S3's van elkaar verschillen met betrekking tot de consolidatie van het geheugenspoor, in sterke mate betwifelbaar. Als de consolidering van het geleerde bij de S1's op betere wijze zou moeten geschieden dan bij S3's als gevolg van hun hogere AChE activiteit en hun grotere ACh concentratie, dan zou men moeten verwachten, dat bij het hertesten op eenzelfde probleem de S1's tot betere prestaties zouden moeten komen dan S3's.

Het tegengestelde blijkt echter het geval. Noch voor een betere "learning capacity" noch voor een betere retentie kan in onze onderzoeken enige evidentie gevonden worden. Het bestaan van een relatie tussen deze beide variabelen en AChE activiteit en ACh concentratie moet dan ook sterk in twijfel worden getrokken.

Onze verwachting, dat stimulatie na het leren van een probleem leiden zou tot een slechtere retentie dan geen stimulatie, kon door de resultaten niet worden bevestigd. Het is mogelijk, dat het interval van 10 min., dat nodig was om de dieren te drinken te geven, voldoende was om de basis te leggen voor de fixatie van het geheugenspoor. Een andere mogelijkheid is, dat ook de isolering leidde tot een verhoogde activatie, waarin vooral somesthetische stimuli de kans kregen te interfereren met het perseveratie-consolidatie proces.

Dat ook de afwezigheid van stimuli tot een verhoging van de activatie kan leiden, blijkt uit een onderzoek van Weinberger en Lindsley (1964). Zij vonden dat zowel interrupties gedurende drie seconden van een continue audiotore stimulatie als periodes van drie seconden van deze stimulatie in een anders stille omgeving aanleiding gaven tot EEG-arousal en tekenen van attentiviteit bij slapende katten.

De vraag is of bij de NS-groepen de overgang van de normale laboratorium-omgeving met zijn veelheid van prikkels naar de geluidsarme en donkere kamer niet activerend werkte. Volgens Weinberger en Lindsley is het niet de stimulatie zelf maar de verandering in stimulatie, die de attentiviteit oproept.

HOOFDSTUK V / HET ACETYLCHOLINE - ACETYLCHOLINE ESTERASE SYSTEEM EN EXPLORATIEF GEDRAG

§ 1. Cholinerge mechanismen bij de controle van exploratief gedrag

1.1 De mate van activatie

Bij de bespreking van de talrijke bij S1's en S3's doorgevoerde onderzoeken hebben we herhaaldelijk het vermoeden geuit, dat beide stammen wel eens zouden kunnen verschillen in de mate, waarin ze explorerend bezig zijn. Dat S1's en S3's van elkaar verschillen in diverse aspecten van het exploratieve gedrag, konden we in een tweetal onderzoeken vaststellen. Het vermoeden, dat verschillen in de sterkte van de exploratieve tendens een grondslag vormen voor verschillen in doolhofdocibiliteit, lijkt door de resultaten van het door ons gedane leerexperiment te worden bevestigd. In een leersituatie, waarin de factor exploratie zoveel mogelijk onder controle gehouden werd, bleken S3's superieur aan S1's in hun leerprestaties.

De bevindingen, dat beide stammen verschillen in de concentratie van ACh en de mate van AChE activiteit en bovendien in de mate, waarin ze een nieuwe omgeving verkennen, doen de vraag rijzen of er een verband bestaat tussen deze biochemische variabelen en de mate van exploreren. Suggesties, die in de richting van een dergelijke samenhang wijzen, werden reeds gevonden in een aantal onderzoeken met betrekking tot het adaptieve gedrag van beide stammen in onoplosbare en probleemloze situaties. Als we aannemen, dat de mate van exploreren negatief correleert met de mate van AChE activiteit en dat ze bovendien de leerprestaties in een situatie, waarin een correctie procedure wordt gebezigd, ongunstig beïnvloedt, dan wordt de door Rosenzweig, Krech en Bennett gevonden positieve correlatie tussen leerprestaties en de mate van AChE activiteit begrijpelijk. In de relatie AChE activiteit en doolhofdocibiliteit zou de variabele exploratie moeten worden tussengevoegd.

Eerder wezen we er al op, dat het feit, dat beide stammen zowel verschillen in doolhofdocibiliteit als in de mate van AChE activiteit en de concentratie van ACh, nog niet hoeft te wijzen op een causaal verband tussen beide; de mogelijkheid bestaat, dat het stamverschil als interveniërende variabele fungeert. Dit geldt ipso facto voor de veronderstelde samenhang tussen beide biochemische variabelen en exploratieve activiteit. Het is van belang experimenteel na te gaan of er aanwijzingen bestaan voor het aannemen van een causale relatie tussen beide variabelen. De vraag daarbij is, op welke wijze men zich een dergelijke samenhang moet denken. Met andere woorden: hoe kunnen de concentratie van ACh en de mate van AChE activiteit in cerebro de mate van exploreren bepalen?

De twee verschillen, die we met betrekking tot de exploratieve activiteit tussen S1's en S3's vonden, hebben betrekking op de mate van activatie en van stimulusgeneralisatie. In een nieuwe omgeving manifesteren S3's een grotere mate van activatie en een geringere stimulusgeneralisatie dan S1's. De vraag is nu, welke cerebrale mechanismen bij deze twee aspecten van het gedrag een belangrijke rol spelen. Bepalen we ons eerst tot de vraag, welke de neurofysiologische aspecten zijn van de mate van activatie.

Met betrekking tot deze materie staan een groot aantal onderzoeken ter beschikking, voor een kritische bespreking waarvan we kunnen verwijzen naar publicaties van Samuels (1959), Lindsley (1960) en Magoun (1963). Uit deze onderzoeken blijkt, dat bij de controle van activatie de formatio reticularis een essentiële rol speelt.

De formatio reticularis kan verdeeld worden in twee functionele systemen: het ARAS (ascending reticular activating system) en het DTPS (diffuse thalamocortical projection system) (Lindsley, 1960). Beide zijn functioneel en neuro-anatomisch nauw met elkaar verbonden. Het ARAS bevat structuren op het niveau van medulla, pons, mesencephalon, subthalamus en hypothalamus; het DTPS bestaat uit de nucleus ventralis anterior thalami; het centre median, de nucleus reticularis thalami en de thalamische intralaminare kernen (Samuels, 1959). Sommige opstijgende banen van het ARAS bereiken de cortex via de capsula interna; andere gaan naar kernen van de thalamus, waar ze contact maken met het DTPS (Lindsley 1960). Sensorische afferente banen maken door middel van collateralen contact met kernen van de formatio reticularis.

Dit betekent dat er op zijn minst drie banen zijn, waarlangs sensorische input de cortex bereikt. De eerste baan loopt via de specifieke nuclei van de thalamus; de tweede loopt via de formatio reticularis en de capsula interna; de laatste, tenslotte, via de formatio reticularis en de niet-specifieke kernen van de thalamus.

Sensorische input – mits voldoende sterk – leidt bij een slapend dier tot een reactie, die men met betrekking tot het gedrag van het dier als een manifestatie van alertheid kan beschrijven en neurofysiologisch als "electrocorticale arousal". De overgang van "non-arousal" naar "arousal" manifesteert zich in het electro-encephalogram als een desynchronisatie van het rustende alpha ritme. De aanvankelijk aanwezige langzame elektrische activiteit van hoog voltage gaat over in een snelle elektrische activiteit van laag voltage. Elektrische stimulatie van het mesencephale deel van de formatio reticularis leidt tot eenzelfde effect als sensorische input. Lesies in dit deel van de formatio reticularis leiden tot een comatose en hypokinesie, die permanent zijn. Sterke sensorische stimulatie in aanwezigheid van deze lesies leidt tot een activatiepatroon in de cortex, dat na beëindiging van de stimulatie niet gehandhaafd blijft. Deze bevindingen wijzen er op dat voor een met alertheid reageren op sensorische stimuli een goed functioneren van het ARAS en het DTPS noodzakelijk is.

Beide systemen, het ARAS en het DTPS, vertonen belangrijke verschillen met betrekking tot de aard van de electrocorticale arousal reactie. Sharpless en Jasper (1956) onderscheiden twee typen van arousal reacties. Het eerste, dat zijn oorsprong vindt in het ARAS, duurt enige seconden tot minuten, heeft een lange latentietijd volgende op de stimulus, vertoont een snelle habituatie en herstelt zich langzaam over een periode van uren of dagen.

Tegenover deze "tonische" reactie staat een "fasische", die waarschijnlijk gerelateerd is aan het DTPS. De fasische reactie blijft zelden langer dan 10 of 15 sec. na beëindiging van de stimulatie voortbestaan, heeft een korte latentietijd, vertoont een grote weerstand tegen habituatie en herstelt zich, wanneer habituatie is opgetreden, binnen een paar minuten. "The resistance to adaptation of the phasic response would seem to be of special significance. By virtue of the fact that the arousal mediated by the thalamic nuclei is of short duration, it should continue to respond to repeated stimuli and thus to mediate a more differentiated attentional state to a stimulus after the first gross arousal induced by the brain stem reticular formation had adapted out (Samuels, 1959, p. 4).

Lindsley's (1960) speculaties gaan in dezelfde richting. "Thus the more direct pathways from the reticular formation to the cortex via the internal capsule constitute a possible mechanism subserving preliminary arousal and general alerting of the cortex to impen-

ding messages in specific sensory systems. The thalamic component of the ARAS, in conjunction with the DTPS, may provide a kind of scanning and screening mechanism capable of modifying or regulating the influx of messages to the cortex via the specific thalamic relay systems. It may also aid in controlling the distribution and integration of the messages upon arrival at the cortex. As such it may constitute a specific alerting mechanism capable of sharpening and shifting the focus of attention upon a given sense modality or within a modality". (p. 1560).

Naast de sensorische input spelen ook corticofugale impulsen een belangrijke rol bij de stimulering en regulering van het ARAS en het DTPS.

Experimenten van Lansing, Schwartz en Lindsley (1959) werpen een licht op de functie van electrocorticale arousal bij het verwerken van informatie. De onderzoekers bepaalden bij proefpersonen reactietijden met betrekking tot visuele prikkels en maakten tegelijkertijd een EEG. Bij de reactiebepalingen, waarbij tevoren aan de proefpersonen geen waarschuwingssignaal werd gegeven, vonden zij een gemiddelde reactietijd van 280 msec. Werd binnen een periode van 1 sec. voorafgaande aan de aanbieding van de visuele stimulus een auditorisch waarschuwingssignaal gegeven, dan daalde de gemiddelde reactietijd tot 206 msec, maar alleen onder de volgende voorwaarden: 1) Het waarschuwingssignaal diende aangeboden te worden minstens 0,3 sec. vóór het verschijnen van de visuele prikkel; 2) Op het tijdstip, dat de visuele prikkel aangeboden werd, diende blokkering van het alpha ritme te zijn opgetreden. Waren deze voorwaarden niet vervuld, dan trad er slechts een geringe daling van de reactietijd op. De curve, die het verband aangaf tussen de lengte van het interval en het percentage van "alpha blocking" op het tijdstip dat de visuele stimulus verscheen, liep parallel aan die, waarin de reactietijd in msec. werd uitgedrukt in de lengte van het interval.

Deze bevindingen doen vermoeden, dat desynchronisatie van het alpha ritme (alpha-blokkade) en de daarmee gepaard gaande verhoging van de mate van activatie, leidt tot een verkorting van de reactietijd. Als men aanneemt, dat input- en output-tijd in een situatie, waarin de snelheid van reactie op visuele stimuli bepaald wordt, ongeveer constant zijn, lijkt de hypothese gewettigd, dat de gevonden reductie in reactietijd bij aanwezigheid van alpha-blokkade het gevolg is van een verkorting van de tijdsduur, waarin de informatie corticaal verwerkt wordt.

Hoe komt deze verkorting tot stand? Lansing (1957) vond, dat excitabiliteit van corticale neuronen varieerde in functie van de fase, waarin het alpha ritme zich bevond. Op basis van deze bevinding en van soortgelijke resultaten van Bartley en Bishop (1933), formuleerde Lindsley (1958) de hypothese, dat desynchronisatie van het alpha ritme leidt tot een verhoogde excitabiliteit van de cortex. Wanneer de cortex het alpha ritme vertoont, zijn alle neuronen in fase. Dit impliceert, dat alleen die prikkels, die in de cortex arriveren op het tijdstip dat de neuronen excitabel zijn, verwerkt worden. De activerende werking van het ARAS bestaat hierin, dat de corticale neuronen uit fase gebracht worden. In het EEG manifesteert zich dit in desynchronisatie van het alpha ritme. Naarmate de corticale neuronen meer uit fase zijn, wordt de kans, dat een prikkel exciteerbare neuronen aantreft groter. Het gevolg hiervan is dat hij sneller corticaal verwerkt kan worden.

De functie van het ARAS bestaat dus volgens Lindsley in het sensitiveren van de cortex. Electrocorticale arousal verhoogt de kans dat neurale impulsen verwerkt worden; dit komt in het gedrag tot uiting in een verhoogde reageerbaarheid. De kans, dat een prikkel gevolgd wordt door een response en de snelheid waarmee een reactie volgt op een prikkel, nemen toe. Lindsley's theorie geeft een neurofysiologische grondslag aan het begrip "mate van activatie", zoals het door Duffy (1962) werd beschreven.

Eerder zagen we, dat aanwezigheid van een "drive" gepaard gaat met een verhoogde mate van activatie. Hebb (1955) wijst op het zinvolle van de toename van de mate van

activatie in functie van deprivatie. Het dier, dat in een toestand van deprivatie verkeert, zal trachten deze toestand op te heffen. Hiervoor is nodig, dat het dier openstaat voor prikkels uit de omgeving, die verwijzen kunnen naar de aanwezigheid van voedsel of water. Voor het zo efficiënt mogelijk verwerken van deze prikkels is electrocorticale arousal een noodzakelijke voorwaarde. Zonder arousal is volgens Hebb geen leren mogelijk.

De verschillen, die we vonden tussen S1's en S3's met betrekking tot de mate van activatie, kunnen in het licht van de voorafgaande overwegingen geïnterpreteerd worden als verschillen in de mate, waarin het ARAS actief is. De grotere werkzaamheid van dit systeem bij S1's dan bij S3's en de daaruit resulterende grotere sensitivering van de cortex bij deze laatste stam zou dan als verklaring kunnen dienen voor de betere leerprestaties van de S3's.

1.2 Stimulusgeneralisatie

Een verklaring voor de gedragsverschillen tussen S1's en S3's in termen van verschillen in de mate, waarin het ARAS actief is, is onvolledig. Het openstaan voor prikkels uit de omgeving vormt weliswaar een noodzakelijke voorwaarde voor het leren van het probleem, maar is op zich onvoldoende. Het is immers van essentieel belang, dat het dier leert alleen te reageren op die prikkels, die verwijzen naar de beloning. Het dier moet derhalve op de een of andere wijze een onderscheid maken tussen de stimuli, die wel en die welke niet als richtpunt fungeren bij het verkrijgen van eten of drinken. Reacties ten aanzien van prikkels, die niet naar beloning verwijzen dienen achterwege te blijven ten gunste van reacties ten aanzien van de voor de beloning relevante stimuli. De vraag is nu, of er tussen S1's en S3's verschillen bestaan in de mate, waarin ze reageren op stimuli, die niet het karakter van een beloning hebben. Een antwoord op deze vraag kan gevonden worden in een nadere analyse van het begrip stimulusgeneralisatie. Wanneer een bepaalde reactie gekoppeld wordt aan een bepaalde stimulus, zijn stimuli, die verwantschap vertonen met de oorspronkelijke stimulus, in staat dezelfde reactie op te roepen. Naarmate het verschil met de oorspronkelijke prikkel groter is, wordt de kans, dat de reactie optreedt kleiner of neemt de sterkte van de reactie af. Zoals we reeds eerder zagen, blijkt het nieuweheidsaspect van een prikkel een exploratieve reactie op te roepen, die bij een toenemende stimulus satiatie afneemt. Is het nieuweheidsaspect tot een minimum gereduceerd, dan blijft de exploratieve response achterwege. Wendt het dier zich vervolgens tot een volgende prikkel dan zal de mate van exploratie, die het dier ten aanzien van deze prikkel vertoont, bepaald worden door de mate, waarin deze tweede prikkel van de eerste prikkel verschilt. Met andere woorden: in de mate waarin de tweede prikkel nieuw is in vergelijking met de eerste zal exploratief gedrag door deze prikkel worden opgeroepen.

Uit eerder vermelde onderzoeken blijkt dat nieuweheid van een prikkel kan dienen als "reinforcer" van een aan te leren gedrag. Het dier is gereed een bepaald probleem op te lossen als de beloning bestaat in het geconfronteerd worden met "novelty". Als het geconfronteerd worden met nieuweheid het karakter van een beloning draagt, zal het dier het gedrag, dat gericht is op deze confrontatie (het exploratieve gedrag) zolang vertonen als er sprake is van beloning. Blijft beloning achterwege als gevolg van het feit, dat volgende stimuli niet of nauwelijks verschillen van voorgaande, dan zal ook het exploratieve gedrag beëindigd worden.

De veronderstelling ligt voor de hand, dat de minimale grootte van de beloning, die het dier nog brengt tot exploratieve activiteit, bij S3's lager ligt dan bij S1's. Met andere woorden: S3's zijn nog gereed energie te spenderen voor een beloning die voor S1's exploratieve activiteit "onaantrekkelijk" maakt.

We nemen daarbij aan dat S1's en S3's niet verschillen in perceptuele vaardigheid. Deze assumptie wordt gerechtvaardigd door de resultaten van een tweetal onderzoeken, waarbij de dieren een discriminatie dienden te maken op basis van visuele stimuli. Zowel bij een simultaan discriminatie probleem (McGaugh en Thomson, 1962) als bij een successief discriminatie probleem (Petrinovich, 1963) bleken S1's en S3's niet significant van elkaar te verschillen in leerprestaties.

Op basis van de voorgaande overwegingen lijkt het zinvol het begrip stimulusgeneralisatie met betrekking tot nieuwhed te vervangen door de term "beloningsdrempel". Deze term refereert dan aan de minimale grootte van de beloning, die nog exploratieve activiteit oproept. Omdat in een nieuwe omgeving S3's veel langer exploratief bezig zijn dan S1's, lijkt de hypothese gewettigd, dat S3's een lagere "beloningsdrempel" bezitten dan de S1's. De mate van nieuwhed, die nog exploratief gedrag oproept, is bij S3's kleiner dan bij S1's.

De gedragsverschillen, die we vonden tussen S1's en S3's kunnen we nu beschrijven in twee termen nl. de mate van activatie en de beloningsdrempel. Beide begrippen staan niet los van elkaar. Terwijl de mate van activatie verwijst naar de algehele reageerbaarheid van het dier, heeft het begrip beloningsdrempel betrekking op het al dan niet relevant zijn van de diverse reacties ten aanzien van het verkrijgen van een beloning. Uit het geheel van stimuli en van responses dienen die geselecteerd te worden welke het dier in staat stellen zijn beloning te verkrijgen.

1.3 De theorie van Carlton

Voor de mate van reageerbaarheid van het dier is, zoals we eerder zagen, de activiteit van de formatio reticularis bepalend. "In general, increased reticular activity has been viewed as producing a diffuse activation of behavior which increases the likelihood of occurrence of all responses available to the animal (i.e. activation has no "steering" function in determining what responses occur)" (Carlton, 1963, p. 21). Voor het leren van een probleem is het noodzakelijk dat het dier allereerst responses genereert die tot zijn gedragsrepertoire behoren. Daarnaast is het van essentieel belang, dat de responses die blijken niet tot een beloning te leiden, uit het gedragspatroon worden geëlimineerd. Dit betekent, dat er naast het activerende systeem, dat zijn basis vindt in de formatio reticularis, een tweede systeem moet bestaan, dat antagonistisch werkt ten aanzien van het activerende systeem en wel in die zin, dat de met betrekking tot beloning van geen nut gebleken responses worden geïnhibeerd.

Uitgaande van deze overwegingen analyseerde Carlton (1963) de resultaten van een aantal onderzoeken, die betrekking hadden op de bestudering van het effect van diverse psychofarmaca op verschillende vormen van aangeleerd gedrag. De bij deze experimenten gebruikte farmaca deelde hij in twee groepen in. De eerste groep omvatte die farmaca, die de werking van catecholamines in cerebro modificeren. Volgens Rothballer (1959) en Dell (1960) spelen de catecholamines norepinephrine en epinephrine een belangrijke rol bij de activiteit van de formatio reticularis. De tweede groep had betrekking op stoffen, die een effect vertonen met betrekking tot de activiteit van acetylcholine.

Tot de eerste groep rekende hij amphetamine, dat waarschijnlijk de werking van catecholamines nabootst, chloorpromazine, dat de werking van catecholamines in cerebro blokkeert en reserpine, dat mogelijkerwijze een depletie van de voorraad catecholamines bewerkstelligt. De tweede groep omvatte atropine en scopolamine, die beide de werking van acetylcholine blokkeren en eserine, dat de werking van ACh verhoogt door de activiteit van het enzym AChE te remmen.

Werd amphetamine toegediend aan dieren, die een bepaalde response geleerd hadden,

dan trad er een verandering in het gedrag op in die richting, dat de frequentie waarmee incorrecte responses optraden sterk toenam. De anticholinergica atropine en scopolamine hadden eenzelfde effect. Toediening van reserpine en chloorpromazine veroorzaakte een daling in de frequentie, waarmee correcte en niet correcte responses optraden. Eserine bewerkstelligde een vermindering van het aantal incorrecte responses.

Op basis van zijn analyse formuleerde Carlton een hypothese, volgens welke er in cerebro twee systemen bestaan. Het eerste systeem is adrenerg van aard en kan waarschijnlijk gelocaliseerd worden in de formatio reticularis. Zijn functie is het verhogen van de reageerbaarheid van het dier. De verhoogde reageerbaarheid leidt tot een toename in frequentie van de responses, die het dier tot zijn beschikking heeft. Het tweede systeem is cholinerg van aard. Zijn functie kan beschreven worden als het inhiberen van die responses, die niet tot een beloning leiden. "Thus, level of activation could be viewed as controlling the tendency for all responses to occur, whereas an inhibitory cholinergic system would act to antagonize this action on nonreinforced responses" (p. 27). "A cholinergic system thus appeared to be involved in the necessary and obviously adaptive "steering" function assumed to be lacking in activation" (p. 27).

Als er in cerebro een cholinerg systeem bestaat, dat het optreden van niet tot beloning leidende reacties inhibeert, dan moet men verwachten, dat extinctie van een geleerde response in ernstige mate belemmerd wordt door toediening van een anticholinergicum. Teneinde na te gaan of deze verwachting juist is, trainde Carlton (1963) drie groepen van ratten op een shock-avoidance probleem. Nadat de dieren het leercriterium bereikt hadden, werden ze gedurende een tiental dagen een uur lang in het apparaat geplaatst. Gedurende deze sessies werden geen elektrische shocks meer gegeven. Voor het begin van ieder van deze tien sessies ontvingen de dieren van groep I een saline-injectie, de dieren van groep II een injectie van scopolamine (0,6 mg/kg) en de dieren van groep III amphetamine (1,0 mg/kg). Voor ieder der dieren bepaalde Carlton het aantal avoidance-reacties per sessie, uitgedrukt in een percentage van het aantal avoidance reacties gedurende de eerste extinctiesessie.

Bij de dieren, die een saline-injectie kregen, nam het percentage avoidance-reacties zeer snel af. Ook bij de dieren, die amphetamine kregen toegediend, trad een daling op, die echter langzamer verliep dan die van groep I. De dieren van groep II daarentegen handhaafden na een geringe daling een hoog percentage van avoidance reacties gedurende alle tien sessies. Deze dieren bleven de geleerde response vertonen, ook als zij niet beloond werd. Verlaging van de activiteit van het cholinerge systeem belemmerde de extinctie van een niet meer relevante response.

Bestaat er een verband tussen de hoogte van de beloningsdrempel en de mate van activiteit van het inhibitorische cholinerge systeem? Aanwijzingen voor een bevestigend antwoord op deze vraag kunnen gevonden worden in een onderzoek van Carlton (1963) naar het effect van elektrische stimulatie van zg. "reward-centers" in cerebro. Carlton bracht bij ratten electrodes aan in de area preoptica en trainde ze door middel van een hefboom deze area elektrisch te prikkelen. Na iedere elfde response verlaagde hij de stroomsterkte met een stap. De geleidelijke afname van de stroomsterkte ging gepaard met een afname in de frequentie, waarin responses voorkwamen. Wanneer de dieren minder dan elf reacties in dertig seconden vertoonden, verhoogde hij de stroomsterkte met een stap en gaf hij hun een enkele niet aan de reactie gekoppelde prikkeling. Met behulp van deze techniek, ontwikkeld door Stein en Ray (1960), is het mogelijk het niveau van de stroomsterkte (in milliampères) te bepalen, dat nog juist belonend genoeg is voor het dier, om het tot een bepaalde frequentie van reageren te brengen.

Uit de resultaten blijkt, dat het niveau van de stroomsterkte, dat gepaard ging met elf reacties per dertig seconden, bij ratten die een saline-injectie kregen toegediend, aanzienlijk hoger lag dan bij dieren, die scopolamine ontvingen. Carlton concludeert:

"Thus, responses that were normally inhibited because of their correlation with non-reinforcement were emitted under conditions of attenuated cholinergic function" (p. 32).

Deze conclusie lijkt ietwat onnauwkeurig. Nemen we aan, dat de frequentie, waarmee responses worden gegeven, een index vormt voor de grootte van de beloning van de elektrische prikkeling, dan is het juister te stellen, dat voor de met scopolamine behandelde ratten de grootte van de beloning, die het dier nog tot een reactie bracht, geringer was dan voor de ratten, die saline ontvingen. Met andere woorden: ratten, die onder invloed staan van scopolamine zijn „gereed” energie te spenderen voor het verkrijgen van een beloning, die voor met saline geïnjecteerde dieren reageren "onaantrekkelijk" maakt.

Wenden we ons nu tot het exploratieve gedrag. Als de mate van exploreren mede bepaald wordt door de hoogte van de beloningsdrempel en als de hoogte van deze beloningsdrempel afhankelijk is van de mate van activiteit van het inhibitoire cholinerge systeem, dan impliceert dit, dat de mate van exploreren gevarieerd kan worden met behulp van farmaca, die de werking van acetylcholine in cerebro beïnvloeden.

De resultaten van een onderzoek van Grossman et al. (1965) lijken dit vermoeden te bevestigen. De onderzoekers brachten bij twee groepen van ratten cannulae aan in het cerebrum, die het mogelijk maakten farmaca in te brengen in resp. de "midline" nuclei van de thalamus en de nucleus reticularis thalami. Vervolgens plaatsten zij alle ratten gedurende dertien dagen 30 minuten per dag in een exploratiebak, waarvan de afmetingen bedroegen: $60 \times 90 \times 60$ cm. Geregistreerd werd het aantal onderbrekingen per dag van een serie infra-rode lichtstralen, die op afstanden van 30 cm van elkaar in de lengte- en breedterichting van de bak aanwezig waren. De gemiddelde waarden van de laatste tien dagen vormden een index voor de mate van exploratief gedrag van ieder dier.

Op de veertiende tot en met de zestiende dag vond het eigenlijke experiment plaats. Ook gedurende deze periode werden de dieren gedurende 30 minuten per dag in de observatiebak geplaatst. Cholinerge stimulatie door het inbrengen van kleine hoeveelheden (1–5 μ g) carbachol in de thalamische "midline" nuclei leidde tot een significante afname van het exploratieve gedrag ($p < .001$). Deze afname bleek na 48 uur verdwenen. Bilaterale cholinerge stimulering van de nucleus reticularis thalami met behulp van carbachol had eenzelfde effect. Het inbrengen van methylatropine (1–5 μ g) in de "midline" nuclei had een significante toename van het exploratieve gedrag tot gevolg ($p < .001$). Deze toename bleek na 24 uur verdwenen te zijn. Het inbrengen van dezelfde stof in de nucleus reticularis thalami bracht eveneens een significante toename van het exploratieve gedrag teweeg ($p < .05$); deze was nog groter na 24 uur, maar bleek verdwenen na 48 uur.

Uit de resultaten van dit onderzoek blijkt, dat de mate van exploreren mede bepaald wordt door de mate van activiteit van acetylcholine. Cholinerge stimulering leidt tot een afname van het exploreren; cholinerge remming tot een toename. Verder vormen de bevindingen van Grossman et al. een aanwijzing voor een mogelijk betrokken zijn van het DTSP, waartoe de "midline" nuclei en de nucleus reticularis thalami horen, bij het gepostuleerde inhibitoire cholinerge systeem. Lindsley's (1960) vermoeden, dat het DTSP een specifiek aandachts-mechanisme constitueert, dat, in samenwerking met de thalamische component van het ARAS, in staat is tot het concentreren van de aandacht op een bepaalde zintuigmodaliteit of op stimuli binnen een zintuigmodaliteit, lijkt goed te passen in Carlton's theorie van het inhibitoire cholinerge systeem.

§ 2. Een onderzoek naar de samenhang tussen de mate van acetylcholine esterase activiteit in cerebro en verschillende aspecten van het exploratieve gedrag bij S1's en S3's

2.1 Bepaling van de mate van acetylcholine esterase activiteit in verschillende delen van het cerebrum

Met de theorie van Carlton als uitgangspunt kunnen we de verschillen tussen S1's en S3's in exploratief gedrag, die we konden terugvoeren tot verschillen in de mate van activatie en in de hoogte van de beloningsdrempel, beschrijven als verschillen in de mate van activiteit van twee systemen, het activerende en het inhibitoire. Het eerste systeem is waarschijnlijk adrenerg van aard; het tweede cholinerg. Met betrekking tot de concentratie in cerebro van epinephrine en norepinephrine, die mogelijk bepalend zijn voor de activiteit van het activeringssysteem, zijn wat de S1's en S3's betreft geen gegevens bekend. In de concentratie van ACh en in de mate van activiteit van het enzym AChE, die beide bepalend zijn voor de activiteit van het inhibitoire systeem, blijken beide stammen significante verschillen te vertonen. Deze verschillen doen vermoeden, dat de activiteit van het inhibitoire cholinerge systeem bij S1's groter is dan bij S3's.

De resultaten van het onderzoek van Grossman et al. (1965) vormen een aanwijzing, dat kernen in de thalamus mogelijkwijze betrokken zijn bij het inhibitoire cholinerge systeem. Het is in dit verband van belang even terug te keren naar de onderzoeken van Krech, Rosenzweig en Bennett, die betrekking hadden op het effect van een langdurig verblijf in een stimulusrijke en stimulusarme situatie op de mate van AChE activiteit in cerebro.¹

Uit deze onderzoeken blijkt dat een verblijf in de ECT conditie leidde tot een lagere AChE activiteit per mg nat weefsel in de cortex dan een verblijf in de IC conditie. Met betrekking tot de AChE activiteit per mg nat weefsel in de "subcortex" (cerebrum minus dorsale cortex) werd het omgekeerde gevonden. Hier bleken de ECT dieren een hogere AChE activiteit te vertonen dan de IC dieren. De totale AChE activiteit in de cortex lag bij ECT dieren significant ($p = .05$) hoger dan bij IC dieren; in de "subcortex" bleek dit verschil zeer significant ($p = .001$). Bedenkt men verder, dat er aanwijzingen zijn dat dieren, die gedurende een langere tijd verbleven in een stimulusarme omgeving een grotere mate van exploratieve activiteit vertonen dan dieren, die in een stimulusrijke omgeving opgroeiden,² dan lijkt het aannemelijk te veronderstellen, dat een voortdurende confrontatie met een veelheid van prikkels leidde tot een intensivering van de activiteit van het inhibitoire cholinerge systeem, die zich manifesteerde in een toename van de "subcorticale" AChE activiteit.

Deze suggesties doen de vraag rijzen of het door Krech, Rosenzweig en Bennett gevonden verschil tussen S1's en S3's ten aanzien van de mate van AChE activiteit per mg nat weefsel in de subcortex betrekking heeft op alle onderdelen van de subcortex dan wel beperkt blijft tot enige arealen in dit gebied. Om een antwoord op deze vraag te verkrijgen, verzochten we Dr. E.L. Bennett een biochemische bepaling van de mate van AChE activiteit per mg nat weefsel door te voeren in tien gebieden van de cerebra van de S1's en S3's, die we gebruikt hadden bij ons exploratieve onderzoek en de replicatie.³

¹ Beschreven in I; 4.3.

² Zie I; 5.2.

³ De biochemische bepalingen werden verricht op het Biodynamics Laboratory van de University of California, Berkeley, U.S.A., door Dr. E.L. Bennett, Mr. H. Morimoto en Mrs. Barbara Olton. Mrs. Marie Hebert verzorgde de ontleding van de cerebra. Voor hun welwillende medewerking betuig ik hen mijn oprechte dank.

De ontleding van de cerebra geschiedde als volgt: Met behulp van een transparant T-vormig hulpstuk, waarop een schaalverdeling was aangebracht, werd allereerst een stukje van 25 tot 30 mg weefsel genomen uit het visuele areaal van ieder van beide hemisferen. Beide stukjes tezamen vormden het visuele sample (VIS). Met behulp van hetzelfde hulpstuk werd vervolgens uit ieder van beide hemisferen een stukje van 20 tot 25 mg weefsel genomen uit het somesthetische areaal. Ook deze stukjes werden samengevoegd tot een sample (SOM).⁴ De rest van de dorsale cortex vormde het derde sample (DORS). Dit bevatte het cortexweefsel van beide hemisferen, dat zich naar voren uitstreekte tot de aanhechting van de bulbi olfactorii, achterwaarts tot het cerebellum, mediaal tot het corpus callosum en temporaal tot de temporale rand van de schedel. Het vierde sample (VENT) bevatte de rest van de cortex en aangrenzend weefsel. Het sample omvatte de piriforme cortex, de nuclei amygdaloides, de hippocampus, de gyrus dentatus, de cortex entorhinalis en het corpus callosum.

Nadat de hypofyse verwijderd was, werd een stukje weefsel genomen uit de hypothalamus (HYPO). Rostraal werd dit begrensd door de decussatio van de commissura anterior, caudaal door de corpora mammillaria en lateraal door de tracti optici. De dikte van het stukje weefsel bedroeg ongeveer 2 mm. Vervolgens werd het cerebellum (CER) verwijderd door transsectie van de brachii cerebelli. Transsectie van de hersenstam direct rostraal van de colliculi superiores en caudaal van de colliculi inferiores leverde twee samples op nl. van het mesencephalon (MES) en van de pons en medulla (MED). Een snede tussen de thalamus en het corpus striatum leverde het thalamische sample (THAL). De bulbus olfactorius, de tractus olfactorius en het corpus striatum met aangrenzend weefsel vormden het overblijvende sample (REST). De biochemische bepaling van de mate van AChE activiteit vond plaats met behulp van een spectrofotometer. De analyse vormde een exacte replicatie van de eerder door Krech, Rosenzweig en Bennett doorgevoerde bepalingen.⁵ Geanalyseerd werden de cerebra van de 14 S1

	Exploratieve onderzoek				Replicatie			
	S1	S3			S1	S3		
	\bar{X}	\bar{X}	<i>U</i>	<i>p</i>	\bar{X}	\bar{X}	<i>U</i>	<i>p</i>
VIS	61,5	49,7	4	<.001	59,7	51,7	2	<.001
SOM	72,6	62,1	5	<.001	69,0	62,5	4,5	<.001
DORS	75,4	64,9	2	<.001	72,6	64,7	7	<.001
VENT	126,2	108,3	40	<.01	133,4	115,2	40	<.025
THAL	120,7	103,8	6,5	<.001	127,1	108,8	2	<.001
HYPO	106,0	96,8	22,5	<.001	116,8	107,1	3	<.001
MES	168,3	155,8	6,5	<.001	179,0	159,6	0	<.001
MED	129,7	113,1	0	<.001	139,7	122,0	2	<.001
CER	49,3	43,5	1,5	<.001	50,0	45,0	3	<.001
REST	371,3	350,7	58	<.05	368,5	345,3	46	<.05

Tabel 41. Gemiddelde AChE activiteit per mg nat weefsel, uitgedrukt in grammol. ACh $\times 10^{10}$ gehydrolyseerd per min. per mg., in tien delen van het cerebrum bij S1's en S3's van het exploratieve onderzoek en de replicatie. Bij de toetsingen tussen S1's en S3's werd gebruik gemaakt van de Mann-Whitney U toets, one-tailed (Siegel, 1956).

⁴ Voor preciese localizatie van de visuele en somesthetische samples, zie Rosenzweig et al. (1962).

⁵ Voor een beschrijving van de procedure, die bij de biochemische bepalingen werd gevolgd, zie Bennett, Krech en Rosenzweig (1963), en Pryor (1964).

en 14 S3 ratten van het exploratieve onderzoek en 14 S1's en 12 S3's van de replicatie (twee S1's en drie S3's van het replicatie-onderzoek stierven in de periode tussen de gedragsobservaties en het biochemisch onderzoek aan een onbekende ziekte). Het doden van de dieren geschiedde door decapitatie. Op het tijdstip van de decapitatie bedroeg de leeftijd van de dieren uit het exploratieve onderzoek gemiddeld 235 dagen; de dieren uit het replicatie-onderzoek waren gemiddeld 216 dagen oud.

Tabel 41 geeft een overzicht van de verkregen data. Binnen ieder van beide groepen bleken de S1's met betrekking tot alle tien onderzochte delen van het cerebrum een significant grotere AChE activiteit per mg nat weefsel te vertonen dan de S3's. Hieruit blijkt dat de eerder door Krech, Rosenzweig en Bennett gevonden verschillen tussen beide stammen met betrekking tot de AChE activiteit in de subcortex, niet beperkt blijven tot een enkel onderdeel van de subcortex.

Met betrekking tot het visuele, het somesthetische, het dorsale en het overblijvende sample vertoonden de S1's van het exploratieve onderzoek een grotere AChE activiteit dan die van de replicatie. Wat de andere samples betreft bleek het omgekeerde het geval. Significant zijn de verschillen met betrekking tot het somesthetische sample ($U = 46,5$; $p < .02$), het dorsale ($U = 57$; $p < .10$), het hypothalamische ($U = 5$; $p < .002$), het mesencephale ($U = 47,5$; $p < .05$) en de medulla ($U = 18$; $p < .002$).

Bij de S3's van beide onderzoeken bleek bij de dieren van het exploratieve onderzoek de AChE activiteit in het dorsale en in het overblijvende sample groter dan bij de dieren van de replicatie. Ten aanzien van alle andere samples was het omgekeerde het geval. De volgende verschillen bleken significant: VIS ($U = 48$; $p < .10$), THAL ($U = 46$; $p < .10$), HYPO ($U = 4,5$; $p < .002$), MES ($U = 49$; $p < .10$), MED ($U = 5$; $p < .002$) en CER ($U = 43,5$; $p < .05$). Merkwaardig zijn, zowel bij de S1's als bij de S3's onderling, de grote verschillen met betrekking tot de AChE activiteit in de hypothalamus en in de medulla.

2.2 Bepaling van de samenhang tussen acetylcholine esterase activiteit in tien delen van het cerebrum en de verschillende aspecten van het exploratieve gedrag

Het feit, dat S1's en S3's zowel significante verschillen vertonen in de mate van AChE activiteit in de onderscheiden delen van het cerebrum als in de diverse aspecten van het exploratief gedrag, maakt het vinden van een significante correlatie tussen de biochemische variabele en de gedragsvariabelen niet bijzonder moeilijk. Het probleem is echter, dat men de mogelijkheid van het stamverschil als interveniërende variabele hierbij niet kan uitsluiten. Het lijkt derhalve zinvol na te gaan of er ook significante correlaties binnen ieder van beide stammen gevonden kunnen worden tussen de mate van AChE activiteit in de verschillende delen van het cerebrum en de diverse aspecten van het exploratieve gedrag. Bij deze correlaties speelt in ieder geval het stamverschil geen rol.

Aan de berekening van de correlaties binnen ieder van beide stammen kleven enige bezwaren. Door de geringe variabiliteit van de biochemische variabele wordt de kans op het vinden van een significante correlatie verkleind. Toetsing van het grote aantal correlaties zal onherroepelijk leiden tot het vinden van significante resultaten, die het gevolg zijn van een ten onrechte verwerpen van de nulhypothese. Bovendien is het aantal dieren in de vier groepen zo gering, dat het geen zin heeft een r te berekenen.

Teneinde dit laatste bezwaar te ondervangen, besloten we voor ieder van beide stammen de gegevens uit het exploratieve onderzoek en de replicatie samen te voegen. Een probleem hierbij vormt het feit, dat zowel met betrekking tot enige gedragsvariabelen als met betrekking tot de AChE activiteit in enige delen van het cerebrum significante ver-

schillen gevonden werden tussen de dieren van het exploratieve onderzoek en die van de replicatie. Bij de evaluatie van de te berekenen correlaties zal hiermee rekening dienen te worden gehouden. Door tenslotte de correlaties met betrekking tot de S1's te vergelijken met die gevonden bij S3's wordt het mogelijk na te gaan welke van de significante correlaties bij S1's ook significant blijken bij S3's.

Bij de bepaling van de samenhang tussen de mate van AChE activiteit in de onderscheiden delen van het cerebrum en de diverse aspecten van het exploratieve gedrag kozen we de volgende gedragsvariabelen:

- a. de locomotorredundantie over alle 150 observaties (LMROA);
- b. de locomotorredundantie met betrekking tot S en W (LMRSW);
- c. de vijf gedragscategorieën (S, W, F, G, L);
- d. de mate van defecatie (D);
- e. de frequenties waarmee over alle 150 observaties de hoekvelden, de velden langs de zijwanden en de middenvelden werden bezocht. (resp. HOA, ZOA en MOA);
- f. de frequenties, waarmee met betrekking tot de gedragsvormen S en W de hoekvelden, de velden langs de zijwanden en de middenvelden werden bezocht (resp. HSW, ZSW en MSW);
- g. het aantal verschillende velden, dat tijdens de 150 observaties werd bezocht (BOA);
- h. het aantal verschillende velden, dat tijdens S- en W-gedrag werd bezocht (BSW);
- i. de "contingent uncertainty" ($U_x : y$);
- j. de doorlopen afstand (DA);
- k. het aantal alternaties (A) en
- l. de gemiddelde doorlopen afstand per alternatie (G.D.A.)

De tabellen 42 en 43 geven een overzicht van de gevonden correlaties. Uit een vergelijking van beide tabellen blijkt, dat er vijf correlaties bestaan, die zowel bij S1's als bij S3's significant zijn. Deze hebben betrekking op de samenhang tussen:

1. de mate van AChE activiteit in de ventrale cortex en de frequentie van S.
2. de mate van AChE activiteit in de hypothalamus en G.D.A.
3. de mate van AChE activiteit in het cerebellum en de frequentie van ZOA.
4. de mate van AChE activiteit in het cerebellum en de frequentie van ZSW.
5. De mate van AChE activiteit in het overblijvende sample en de frequentie van G.

Sommige van deze correlaties zijn problematisch. Ten aanzien van de onder 3) en 4) genoemde kan opgemerkt worden, dat zij tegengesteld in teken zijn bij S1's en S3's. Verder bleek de mate van AChE activiteit in het cerebellum bij de S3's van de replicatie significant groter dan bij die van het exploratieve onderzoek. Ook in de waarden van ZOA en ZSW vertoonden beide groepen van S3's significante verschillen. De S3's van het exploratieve onderzoek bezochten de velden langs de zijlijnen meer dan die van de replicatie. Dit gold zowel voor alle 150 observaties als voor S- en W-gedrag.

Ook bij de evaluatie van de correlatie tussen de mate van AChE activiteit in de hypothalamus en de G.D.A. doen zich moeilijkheden voor. In de eerste plaats bleken zowel de S1's als de S3's van het exploratieve onderzoek een significant geringere mate van AChE activiteit in de hypothalamus te vertonen dan de S1's en S3's van de replicatie. Vervolgens vertoonden beide stammen noch in het exploratieve onderzoek, noch in de replicatie significante verschillen met betrekking tot de G.D.A., terwijl met betrekking tot de mate van AChE activiteit in de hypothalamus wel significante verschillen gevonden werden tussen S1's en S3's.

Blijven over de significante correlaties tussen de mate van AChE activiteit in de ventrale cortex en de frequentie van S en tussen de mate van AChE activiteit in het overblijvende sample en de frequentie van G. Anders dan bij de eerder besproken correlaties doet zich hier niet het probleem voor van een vertekend beeld ten gevolge van het feit, dat de dieren uit de twee onderzoeken reeds significant verschilden ten aanzien van beide

S1	VIS	SOM	DORS	VENT	THAL	HYPO	MES	MED	CER	REST
LMROA	—,194	—,151	—,131	—,117	—,291	—,030	—,057	—,100	—,256	+ ,282
LMRSW	—,063	—,037	—,070	—,133	—,278	+ ,026	—,003	—,151	—,243	+ ,345
S	+ ,251	+ ,070	—,072	—,377	+ ,206	—,043	+ ,054	—,183	—,162	—,330
W	+ ,261	+ ,067	+ ,060	—,110	+ ,347	+ ,065	—,141	—,016	+ ,056	—,426
F	—,327	—,354	—,198	+ ,341	—,097	+ ,305	+ ,062	+ ,460	+ ,036	+ ,032
G	+ ,057	+ ,369	+ ,345	+ ,051	—,030	—,136	—,028	—,193	+ ,197	+ ,419
L	—,209	—,453	—,386	+ ,077	—,318	—,101	—,038	+ ,077	—,247	—,192
D	—,053	—,146	—,242	+ ,147	—,089	+ ,128	+ ,206	+ ,286	+ ,105	+ ,153
HOA	—,027	—,118	—,093	—,158	—,150	+ ,000	—,143	—,157	—,355	+ ,095
ZOA	—,026	+ ,106	+ ,096	+ ,125	+ ,140	—,025	+ ,150	+ ,152	+ ,340	—,075
MOA	+ ,280	+ ,151	+ ,059	+ ,284	+ ,169	+ ,123	+ ,076	+ ,147	+ ,349	—,168
BOA	+ ,188	+ ,064	+ ,014	+ ,005	+ ,306	+ ,050	—,002	+ ,109	+ ,147	—,358
HSW	+ ,008	—,115	—,174	—,207	—,133	+ ,106	—,144	—,184	—,420	+ ,152
ZSW	—,042	+ ,081	+ ,174	+ ,067	+ ,136	—,169	+ ,126	+ ,115	+ ,349	—,179
MSW	+ ,079	+ ,137	+ ,074	+ ,443	+ ,049	+ ,110	+ ,107	+ ,251	+ ,360	+ ,002
BSW	+ ,212	+ ,072	+ ,013	—,020	+ ,306	+ ,037	—,026	+ ,080	+ ,111	—,371
Ux : y	—,130	—,561	—,537	+ ,048	—,139	—,060	—,105	+ ,097	—,220	—,290
DA	+ ,209	+ ,085	+ ,069	—,070	+ ,490	+ ,223	+ ,051	+ ,042	+ ,184	—,388
A	+ ,273	+ ,167	+ ,112	—,068	+ ,303	—,010	+ ,037	—,014	+ ,191	—,323
GDA	—,007	—,068	—,061	—,103	+ ,495	+ ,333	+ ,044	+ ,113	+ ,065	—,393

Tabel 42. De correlaties (Bravais Pearson's r ; de Jonge en Wielenga, 1953) tussen de mate van AChE activiteit in tien delen van het cerebrum en twintig gedragsvariabelen. Het aantal S1's bedroeg 28. De cursief gedrukte correlaties zijn licht significant ($p < .10$); de vetgedrukte correlaties zijn significant ($p < .05$).

S3	VIS	SOM	DORS	VENT	THAL	HYPO	MES	MED	CER	REST
LMROA	—,156	+ ,159	—,153	+ ,221	+ ,063	+ ,166	+ ,167	+ ,263	+ ,134	—,027
LMRSW	—,172	+ ,172	—,142	+ ,033	+ ,040	+ ,202	+ ,253	+ ,310	+ ,124	—,077
S	—,293	—,341	—,043	—,428	—,195	—,073	—,234	—,077	—,032	—,267
W	—,020	—,012	+ ,092	—,060	—,254	—,189	—,277	—,251	—,117	+ ,044
F	+ ,081	+ ,037	+ ,051	+ ,165	+ ,152	+ ,142	+ ,017	+ ,063	—,151	—,272
G	+ ,324	+ ,289	—,080	+ ,223	+ ,238	+ ,160	+ ,349	+ ,220	+ ,054	+ ,408
L	—,164	+ ,076	+ ,171	+ ,317	—,117	—,249	—,120	—,247	+ ,197	—,062
D	+ ,099	+ ,124	—,089	+ ,115	+ ,252	+ ,302	+ ,035	+ ,204	+ ,233	+ ,133
HOA	—,338	—,057	—,030	+ ,174	—,060	+ ,201	—,057	+ ,253	+ ,220	—,267
ZOA	+ ,115	—,116	—,001	—,356	—,165	—,473	+ ,003	—,405	—,402	+ ,225
MOA	+ ,381	+ ,220	+ ,046	+ ,146	+ ,281	+ ,240	+ ,084	+ ,083	+ ,129	+ ,146
BOA	+ ,079	—,197	+ ,106	—,146	—,006	+ ,032	—,156	—,113	+ ,064	+ ,003
HSW	—,105	+ ,002	+ ,037	—,021	—,051	+ ,295	+ ,037	+ ,324	+ ,250	—,138
ZSW	—,224	—,180	—,001	—,073	—,298	—,542	—,129	—,429	—,369	—,088
MSW	+ ,393	+ ,211	—,045	+ ,112	+ ,417	+ ,287	+ ,108	+ ,119	+ ,136	+ ,272
BSW	+ ,015	—,241	+ ,033	—,223	—,020	—,028	—,147	—,092	+ ,049	—,039
Ux : y	+ ,032	+ ,217	+ ,238	+ ,369	+ ,142	—,111	+ ,142	—,042	+ ,304	+ ,338
DA	—,006	—,242	+ ,010	—,121	—,074	+ ,134	—,150	+ ,024	+ ,069	—,233
A	—,118	—,193	+ ,026	—,264	—,100	—,099	—,145	—,156	—,124	—,154
G.D.A.	+ ,147	—,182	+ ,037	+ ,072	+ ,006	+ ,391	—,089	+ ,249	+ ,291	—,179

Tabel 43. De correlaties (Bravais Pearson's r ; de Jonge en Wielenga, 1953) tussen de mate van AChE activiteit in tien delen van het cerebrum en twintig gedragsvariabelen. Het aantal S3's bedroeg 26. De cursief gedrukte correlaties zijn licht significant ($p < .10$); de vetgedrukte correlaties zijn significant ($p < .05$).

of van een van beide variabelen. Zowel met betrekking tot de AChE activiteit in de ventrale cortex als tot die van het overblijvende sample bestaan er geen significante verschillen binnen ieder van beide stammen tussen de dieren van het exploratieve onderzoek en de replicatie. Ook met betrekking tot de frequenties van S en G werden in dit opzicht geen significante verschillen gevonden. De kans, dat de correlaties voortvloeiden uit het ten onrechte samenvoegen van de dieren van beide onderzoeken, lijkt dan ook gering.

De correlatie tussen de mate van AChE activiteit in de ventrale cortex en de frequentie van S blijkt bij beide stammen negatief (bij S1's: $r = -0.377$; bij S3's: $r = -0.428$); de correlatie tussen de mate van AChE activiteit in het overblijvende sample en de frequentie van G is bij beide stammen positief (bij S1's: $r = +0.419$; bij S3's: $r = +0.408$). Beide correlaties komen in teken overeen met wat men zou moeten verwachten op basis van de verschillen *tussen* beide stammen. Immers, uitgaande van het gegeven, dat S1's een hogere AChE activiteit in de ventrale cortex bezitten dan S3's en minder S-gedrag vertonen dan deze, kan men een negatieve correlatie verwachten tussen beide variabelen, wanneer de berekening ervan wordt doorgevoerd op de data van S1's en S3's te zamen. Op dezelfde wijze zal een positieve correlatie gevonden worden tussen de mate van AChE activiteit in het overblijvende sample en de frequentie van G. Met andere woorden: zowel bij de berekening binnen iedere stam als tussen de stammen zijn de tekens van beide correlaties gelijk.

Keren we nu terug tot de gedragsgegevens. Uit de analyse van het exploratieve gedrag van beide stammen bleek, dat S3's een hogere frequentie van S en een lagere frequentie van G vertoonden dan S1's wanneer de dieren in een nieuwe omgeving werden gebracht. De overgang van S-gedrag naar G-gedrag vond bij S3's later plaats dan bij S1's. Dit impliceert, dat de nieuwigheid van de situatie, die het S-gedrag evocert, bij S3's langer bleef voortbestaan dan bij S1's. Op basis van deze gegevens formuleerden we de hypothese, dat S1's een grotere stimulusgeneralisatie bezitten dan S3's. Later vonden we, dat deze stimulusgeneralisatie verwijst naar de hoogte van de beloningsdrempel. De mate van nieuwigheid, die nog belonend is en die het dier derhalve tot exploratieve activiteit brengt, ligt bij S3's lager dan bij S1's. Tenslotte vonden we, dat er aanwijzingen bestaan, dat de hoogte van de beloningsdrempel bepaald wordt door de mate van activiteit van een inhibitorisch cholinerg systeem. Naarmate de activiteit van dit systeem groter is, ligt de beloningsdrempel hoger.

Beschouwen we nu – op basis van bovenstaande overwegingen – de frequenties van S en G als (ruwe) indices voor de hoogte van de beloningsdrempel, dan dient een hoge frequentie van S samen te gaan met een lage beloningsdrempel en een hoge frequentie van G met een hoge beloningsdrempel. Vervangen we het begrip beloningsdrempel door de activiteit van het inhibitorische cholinerge systeem, en nemen we als index voor de mate van activiteit van dit systeem de mate van AChE activiteit in bepaalde delen van het cerebrum, dan moet een significante negatieve correlatie tussen de frequentie van S en de mate van AChE activiteit en een significante positieve correlatie tussen de frequentie van G en de mate van AChE activiteit worden verwacht. De gevonden significante negatieve correlatie tussen de mate van AChE activiteit in de ventrale cortex en de frequentie van S en de significante positieve correlatie tussen de mate van AChE activiteit in het overblijvende sample en de frequentie van G komen met onze verwachtingen overeen. Het vermoeden, dat thalamische kernen van het DTPS betrokken zijn bij het inhibitorische cholinerge systeem, wordt door de gevonden correlaties niet bevestigd.

Op basis van de gegevens, die we in onze onderzoeken vonden met betrekking tot de diverse aspecten van het gedrag en de mate van AChE activiteit in cerebro bij S1's en S3's, kunnen we nu de volgende hypothese formuleren. De verschillen tussen S1's

en S3's in de mate van AChE activiteit in delen van het cerebrum verwijzen naar verschillen in de activiteit van een inhibitorisch cholinerg systeem. De functie van dit systeem is die gedragvormen, die niet leiden tot het verkrijgen van een beloning, te onderdrukken. De geringere activiteit van het inhibitorische cholinerge systeem bij S3's dan bij S1's heeft het gevolg dat de hoogte van de beloningsdrempel bij S3's lager ligt dan bij S1's. In het exploratieve gedrag komt dit hierin tot uiting, dat S3's een nieuwe omgeving gedurende een langere tijd onderzoeken dan S1's. De grotere exploratieve activiteit van S3's heeft tot gevolg dat zij in leersituaties, waarin gebruik gemaakt wordt van een correctie procedure, soms tot slechtere leerprestaties komen dan S1's. Wordt daarentegen gebruik gemaakt van een non-correctie procedure, dan zijn S3's tot betere leerprestaties in staat dan S1's, wanneer het te leren probleem een beroep doet op die gedragsmogelijkheden die bij hen in hogere frequentie geactualiseerd worden dan bij S1's. De hogere activatie van S3's, waarschijnlijk gepaard gaande met een grotere sensitiviteit van de cortex, stelt hen bovendien in staat meer informatie te verwerken dan de S1's.

§ 3. Vooruitzichten

Het gegeven, dat de frequentie van S significant gecorreleerd is aan de AChE activiteit in de ventrale cortex en de frequentie van G aan de AChE activiteit van het overblijvende sample doet de vraag rijzen welke de functies zijn van de in deze gebieden gelegen kernen en arealen. Aanwijzingen voor een antwoord op deze vraag kunnen gevonden worden in die onderzoeken, waarbij nagegaan werd, welk het effect is van lesies in de betreffende gebieden op diverse aspecten van het gedrag. Vooral met betrekking tot de effecten van lesies in de hippocampus en het septum zijn de laatste tijd talrijke experimenten gedaan. Een uitgebreide literatuurstudie, waarbij vooral problemen met betrekking tot exploratief gedrag, stimulus- en response-discriminabiliteit, mate van activatie en hoogte van de beloningsdrempel in de aandacht dienen te staan, zal in de toekomst worden ondernomen.

Van groot belang is dat de besproken onderzoeken met betrekking tot het exploratieve gedrag van S1's en S3's uitgebreid worden tot het exploratieve gedrag van de door Roderick geselecteerde stammen. Terwijl bij de twee Tryon stammen een hoge AChE activiteit gepaard gaat met goed leren en een lage met slecht leren, zijn er aanwijzingen dat bij de Roderick stammen precies het omgekeerde het geval is. Als de verschillen in leerprestaties echter verschillen in exploratief gedrag weerspiegelen, zal men moeten vinden dat de RDH's en RCH's een grotere mate van exploratief gedrag vertonen dan de RDL's en RCL's.

Door ons werd een onderzoek opgezet, waarin dit werd nagegaan. Bij het onderzoek maakten we gebruik van twee T.V. camera's, waarvan er een geplaatst werd loodrecht boven de observatieruimte en de ander voor de plexiglasen ruit, die een der wanden van de observatiebak vormde. Beelden werden overgebracht naar een andere ruimte waarin zich twee T.V. monitoren bevonden. Drie observatoren deden gedragsobservaties; drie andere maakten plaatsbepalingen. In plaats van vijf gedragscategorieën werden zes categorieën geïntroduceerd. De gedragsvormen S, W, G en L bleven gehandhaafd. Omdat het eigenlijke onderzoek plaats vond in een ruimte, waarin storende geluiden en bewegingen zoveel mogelijk werden geëlimineerd, vervingen we F door zitten (Z). Tenslotte werd de categorie rechtopstaan (R) toegevoegd. Wanneer R en S tezamen optraden, werd R gecodeerd. De observatoren waren niet bekend met eerdere onderzoeken met betrekking tot de zes stammen.

De data van het onderzoek zijn op dit ogenblik in het stadium van bewerking. Met

behulp van deze gegevens is het niet alleen mogelijk na te gaan of er verschillen bestaan in het exploratieve gedrag van de zes stammen; door inschakeling van drie observatoren is het tevens mogelijk te komen tot een bepaling van de betrouwbaarheid tussen de observatoren met betrekking tot de zes gedragscategorieën en de plaatsbepalingen. Met behulp van dezelfde proefopstelling werd onder onze leiding een onderzoek uitgevoerd naar het effect van atropine en methylatropine op het exploratieve gedrag van de zes stammen. Ook de data van dit experiment moeten nog worden uitgewerkt en zullen ter zijner tijd worden gepubliceerd. Naast een onderzoek naar het effect van atropine, dat de werking van ACh blokkeert, dient een onderzoek te worden gedaan naar het effect van anticholinesterases op het exploratief gedrag. De verwachting hierbij is, dat atropine zal leiden tot een toename van het exploratieve gedrag en de anticholinesterases een afname van het exploreren zullen bewerkstelligen.

Een factor, die bij onze onderzoeken naar het exploratief gedrag van S1's en S3's niet werd bestudeerd, vormt de "timiditeit" van de dieren ten aanzien van een open ruimte. Als S1's een grotere timiditeit bezitten dan de S3's, zou het gevolg hiervan zijn, dat ze de ruimte minder onderzoeken. Teneinde dit na te gaan wordt op het ogenblik onder onze leiding een onderzoek uitgevoerd, waarbij het exploratieve gedrag van beide stammen wordt onderzocht in kleine H-vormige en Y-vormige doolhoven met smalle gangen. Als de verschillen in exploratief gedrag uitsluitend het gevolg zijn van verschillen in de mate van timiditeit voor een open ruimte, zullen in deze doolhoven de verschillen moeten verdwijnen. Door de dieren na een verblijf in de doolhoven over te brengen naar doolhoven van dezelfde vorm, die echter van de eerste verschillen met betrekking tot de helderheid van de wanden of de intensiteit van de belichting, zijn we tevens in staat na te gaan of beide stammen verschillen in de mate van stimulusgeneralisatie.

In de fase van uitvoering, tenslotte, is een onderzoek dat betrekking heeft op het effect van sensorische stimulatie na het leren van een probleem op de retentie van het geleerde. Het onderzoek loopt parallel aan dat wat in hoofdstuk IV, § 4 werd besproken. Een bezwaar bij het eerdere onderzoek was, dat de sensorische stimulatie pas werd toegediend, nadat de dieren via een aantal trials het probleem hadden geleerd. Voorts werd bij dit onderzoek de periode tussen de laatste trial en het toedienen van de stimulatie niet gevarieerd; de gekozen periode was bovendien nogal lang (10 min.). Tenslotte vond de stimulatie zelf weinig gecontroleerd plaats.

Teneinde deze bezwaren te ondervangen kozen we een one-trial-shock-avoidance probleem, waarbij de rat op een klein platform dient te blijven. Op het moment dat de dieren van het platform opstappen, ontvangen zij een pijnvolle elektrische schok. Een variabele tijdsduur na de toediening van de pijnlijke shock worden de dieren geplaatst in bakjes, die op de armen van een draaimolen zijn bevestigd. De molen draait met schokkende bewegingen rond, waarbij de armen op en neer gaan. In ieder van de bakjes bevinden zich een zoemer en een lampje, die zo nu en dan werken. Iedere rat verblijft gedurende 10 min. in deze stimulusrijke situatie. Na 24 uur worden de dieren weer op het platform geplaatst. Gemeten wordt de tijd, gedurende welke het dier beide keren op het platform blijft zitten.

Naast de bestudering van het gedrag van de S1's en S3's dient ook het onderzoek naar de somatische variabelen, die differentiëren tussen beide stammen, te worden uitgebreid. Ten aanzien van de somatische variabelen rijzen talrijke problemen, ter oplossing waarvan de psycholoog niet de competentie bezit. Zo kan men zich afvragen, of de gevonden verschillen in de mate van AChE activiteit tussen beide stammen, die statistisch significant blijken, ook fysiologisch relevant zijn. Bij de bepaling van de mate van AChE activiteit wordt de pH van de vloeistof gelijk gehouden. De vraag is echter of ook de pH in het cerebrum van de S1's gelijk is aan die van de S3's. Dit is

hierom van belang omdat de activiteit van het enzym AChE afhankelijk is van de zuurgraad van de oplossing.

Verder verdient het de aandacht om bij het onderzoek naar de samenhang tussen gedragsvariabelen en biochemische variabelen ook de concentratie van serotonine en de mate van activiteit van de enzymen MAO, DOPAD en GAD te betrekken. Ten aanzien van deze biochemische variabelen werden immers significante verschillen gevonden tussen S1's en S3's. De vragen met betrekking tot de relevantie van deze variabelen en hun functie bij de werking van het cerebrum dienen ter beantwoording aan de biochemicus, de neurofysioloog en de psychofarmacoloog te worden overgelaten. Een nader onderzoek naar de relatie tussen doolhofdocibiliteit en exploratief gedrag enerzijds en het metabolisme, met betrekking waartoe tussen S1's en S3's significante verschillen bestaan, anderzijds lijkt gewenst.

Tenslotte is het van belang na te gaan, of een genetische selectie op basis van de frequenties, waarmee de diverse gedragsvormen voorkomen, mogelijk is. Blijkt dit het geval, dan zou men mogen verwachten, dat de lijnen met een hoge frequentie van S en een lage van G een significant lagere AChE activiteit zullen vertonen dan de lijnen, waarvan de dieren gekenmerkt worden door een lage frequentie van S en een hoge frequentie van G. Daarnaast zou een genetische selectie op doolhofdocibiliteit dienen te worden ondernomen, waarbij met betrekking tot de leersituatie een non-correctie procedure zou moeten worden gehanteerd. Hierdoor wordt het mogelijk na te gaan of verschillen in doolhofdocibiliteit samengaan met de mate van AChE activiteit in cerebro.

SAMENVATTING

De aanleiding tot deze studie vormden bij ratten gedane onderzoeken naar de samenhang tussen enerzijds de mate van acetylcholine esterase (AChE) activiteit in cerebro en anderzijds doolhofdocibiliteit en adaptief gedrag.

Het vermoeden, dat het enzym AChE betrokken is bij de synapstransmissie in cerebro, bracht een aantal onderzoekers tot de hypothese, dat verschillen in de mate van activiteit van dit enzym, gepaard gaande met verschillen in de efficiëntheid van synapstransmissie, zich manifesteren in verschillen in doolhofdocibiliteit en adaptief gedrag. Hoofdstuk I geeft een overzicht van de onderzoeken, die met betrekking tot deze hypothese werden doorgevoerd. Aangezien bij het merendeel van de onderzoeken gebruik gemaakt werd van twee stammen van ratten, (de S1's of "maze brights" en de S3's of "maze dulls") afkomstig van een onderzoek van Tryon naar genetische verschillen in doolhofdocibiliteit, wordt tevens een overzicht gegeven van de onderzoeken, die bedoeld waren om verschillen tussen beide stammen op te sporen met betrekking tot somatische variabelen en diverse aspecten van het gedrag. Uit een kritische analyse van de resultaten van de besproken onderzoeken blijkt, dat de conclusie, dat de mate van AChE activiteit samenhangt met de efficiëntheid van adaptief gedrag en de grootte van de tolerantie van stimulus-ambigüiteit niet voldoende gefundeerd is. Wel blijken er aanwijzingen te bestaan voor het vermoeden, dat de mate van AChE activiteit iets met exploratief gedrag te maken heeft.

Wat betreft de relatie tussen de mate van AChE activiteit en doolhofdocibiliteit stelden een aantal onderzoekers, uitgaande van de perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen, de hypothese, dat de mate van AChE activiteit bepalend is voor de snelheid, waarmee de fixatie van geheugensporen in cerebro plaats vindt. In hoofdstuk II wordt een overzicht gegeven van de onderzoeken, die ter verificatie van de perseveratie-consolidatietheorie van het geheugen werden doorgevoerd. Vervolgens worden de onderzoeken besproken, die bedoeld waren een relatie vast te stellen tussen de mate van AChE activiteit in cerebro en de retentie van een aangeleerd gedrag. Een kritische analyse van de resultaten van deze onderzoeken leidt tot de conclusie, dat de hypothese, dat de mate van AChE activiteit in cerebro samenhangt met de retentie van een aangeleerd gedrag, door deze resultaten niet wordt bevestigd.

De suggestie, dat de mate van AChE activiteit iets te maken heeft met exploratief gedrag, leidt tot de vraag, of de S1's en S3's, die verschillen in de mate van activiteit van dit enzym in cerebro, ook verschillen vertonen ten aanzien van verschillende aspecten van het exploratieve gedrag. In hoofdstuk III worden de resultaten besproken van een tweetal onderzoeken, die door ons met betrekking tot deze vraagstelling werden doorgevoerd. De gedragsobservaties in beide onderzoeken werden gemaakt met behulp van een zg. "time-sample" methode. Iedere rat werd gedurende vijf en twintig minuten in een vierkante ruimte geplaatst, gedurende welke periode na iedere tien seconden een observatie werd gemaakt. Deze had betrekking op de gedragsvorm, die het dier op dat ogenblik vertoonde en op de plaats, waar het dier zich bevond. Het gedrag van iedere rat werd beschreven in termen van het gedragsrepertoire, de locomotorische activiteit en variabiliteit.

De resultaten van de onderzoeken werden vervolgens vergeleken met de gegevens van eerder gedane onderzoeken naar het exploratieve gedrag van de rat. De verschillen met betrekking tot de verschillende aspecten van het exploratieve gedrag, die tussen S1's en S3's werden gevonden, werden geïnterpreteerd als verschillen in de mate van activatie en de grootte van stimulusgeneralisatie. S3's vertonen in een nieuwe omgeving een grotere en langer volgehouden activatie en een kleinere stimulusgeneralisa-

tie dan S1's.

In hoofdstuk IV wordt een overzicht gegeven van de resultaten van een aantal onderzoeken naar het effect van water- en voedseldeprivatie op activiteit, exploratief gedrag en mate van activatie. Daarop aansluitend wordt verslag gedaan van een door ons verricht onderzoek, dat bedoeld was om na te gaan of de hypothese, dat de frequenties van snuffelen (S) en "grooming" (G) een index vormen voor de mate van activatie, kon worden geverifieerd. Uit de resultaten blijkt, dat waterdeprivatie leidt tot een toename van de frequentie van snuffelen (S) en een afname van de frequentie van "grooming" (G).

Vervolgens worden een tweetal onderzoeken besproken, die er op gericht waren na te gaan of de verschillen in doolhofdocibiliteit tussen S1's en S3's ook gehandhaafd blijven als de factor exploratie onder controle wordt gehouden. Uit de resultaten blijkt, dat in een situatie, waarin een ruimtelijk discriminatieprobleem dient te worden geleerd onder waterdeprivatie-motivatie en waarbij alle trials op één dag worden gegeven, S3's minder fouten maken dan S1's, wanneer een non-correctie procedure wordt toegepast. Bovendien blijkt bij S3's de retentie na vier en twintig uur groter dan bij S1's. Deze bevindingen wetten de aanname, dat de in eerdere onderzoeken gevonden verschillen in doolhofdocibiliteit tussen beide stammen het gevolg zijn van verschillen in exploratief gedrag.

In hoofdstuk V worden neurofysiologische mechanismen besproken die verband houden met de mate van activatie. Vervolgens wordt het begrip stimulusgeneralisatie met betrekking tot de nieuwigheid van een situatie nader geanalyseerd; voorgesteld wordt de term stimulusgeneralisatie te vervangen door de term beloningsdrempel. Deze verwijst naar de minimale grootte van de beloning, die het dier nog tot activiteit brengt. Uitgaande van Carlton's theorie wordt de beloningsdrempel in verband gebracht met een inhibitorisch cholinerg systeem.

Een biochemische bepaling van de mate van AChE activiteit in tien delen van het cerebrum leidt tot de bevinding, dat S1's in alle tien onderzochte delen een grotere mate van AChE activiteit per mg nat weefsel vertonen dan S3's. Berekening van de mate van samenhang tussen de mate van AChE activiteit in de tien delen van het cerebrum en twintig aspecten van het exploratieve gedrag binnen ieder van beide stammen leidt tot twee significante correlaties: een negatieve tussen de mate van AChE activiteit in de ventrale cortex en de frequentie van snuffelen (S) en een positieve tussen de mate van AChE activiteit in het overblijvende sample en de frequentie van grooming (G).

Uitgaande van de door ons doorgevoerde onderzoeken wordt tenslotte de volgende hypothese geformuleerd: de verschillen tussen S1's en S3's in de mate van AChE activiteit in delen van het cerebrum verwijzen naar verschillen in de activiteit van een inhibitorisch cholinerg systeem. De functie van dit systeem is die gedragsvormen, die niet leiden tot het verkrijgen van een beloning, te onderdrukken. De geringere activiteit van het inhibitorische cholinerge systeem bij S3's dan bij S1's heeft tot gevolg dat de hoogte van de beloningsdrempel bij S3's lager ligt dan bij S1's. In het exploratieve gedrag komt dit hierin tot uiting, dat de S3's een nieuwe omgeving gedurende een langere tijd onderzoeken dan S1's. De grotere exploratieve activiteit van S3's heeft tot gevolg dat zij in leersituaties, waarin gebruik gemaakt wordt van een correctie procedure, soms tot slechtere prestaties komen dan S1's. Wordt daarentegen gebruik gemaakt van een non-correctie procedure, dan zijn S3's tot betere leerprestaties in staat dan S1's, wanneer het te leren probleem een beroep doet op die gedragsmogelijkheden die bij S3's in hogere frequentie geaktualiseerd worden dan bij S1's. De hogere activatie van S3's, waarschijnlijk gepaard gaande met een grotere sensitiviteit van de cortex, stelt S3's bovendien in staat meer informatie te verwerken dan de S1's.

SUMMARY¹

This study is motivated by some recent investigations about the relation between cerebral acetylcholinesterase (AChE) activity and maze learning and adaptive behavior in rats.

Considering the hypothesis that the enzyme AChE plays a role in synaptic transmission in the brain, some investigators raised the question whether differences in cerebral AChE activity, including differences in synaptic transmission efficiency, manifest themselves as differences in maze learning ability and adaptive behavior.

Chapter I gives a survey of the experiments in connection with this hypothesis. In most of these experiments two strains of rats were used: S1's or "maze-brights" and S3's or "maze-dulls". These strains were selected by Tryon in his research about genetic differences in maze learning ability. A survey is given of the experiments designed to detect differences between these strains with respect to somatic and behavioral variables. A critical analysis of the experiments reveals that the hypothesis relating AChE activity to efficiency of adaptive behavior and to tolerance of stimulus ambiguity, cannot sufficiently be corroborated by empirical evidence. There are, however, some indications that AChE activity might have something to do with exploratory behavior. Studying the relation between cerebral AChE activity and maze learning ability a number of investigators – in accord with perseveration consolidation theory of memory – hypothesized that AChE activity determines the rate of fixation of memory traces in cerebro.

Chapter II surveys both the investigations attempting to verify perseveration consolidation theory and the experiments designed to establish a relation between cerebral AChE activity and retention of a learned behavior. In the critical review it is argued that the results of these experiments do not support the hypothesis relating cerebral AChE activity to the amount of retention of a learned behavior.

The suggestion that AChE activity might have something to do with exploratory behavior raised the question whether the S1's and S3's, which in previous research were found to differ in the level of activity of this enzyme in the brain, show differences also with respect to various aspects of exploratory behavior.

Chapter III reviews two investigations performed to answer this question. Both investigations used a time sample method to observe behavior. Rats were allowed to explore a square box for 25 minutes. During this period 10 sec. intervals separated successive observations recording the kind of behavior the animal displayed and its location in the box. The exploratory behavior of every rat was described in terms of its general activity matrix, locomotor activity and variability of behavior.

The results of these investigations were compared with those of previous research dealing with exploratory behavior in rats. The differences we found between S1's and S3's with respect to various aspects of exploratory behavior, were interpreted in terms of differences in level of activation and stimulus generalization. In a novel situation the S3's turned out to show a higher and more persistent level of activation as well as a smaller extent of stimulus generalization than did the S1's.

In chapter IV a survey is given of experiments concerning the effect of water and food deprivation upon activity, exploratory behavior, and level of activation. This survey is followed by a description of an investigation made to test the hypothesis that sniffing and grooming frequencies constitute indices for the level of activation. The results show that water deprivation increases sniffing and decreases grooming.

¹ Translated by Miss Sophia Williams and Dr. Th. Bezembinder.

The question whether maze learning differences between S1's and S3's can also be found when the factor exploration is kept under control, was studied in two experiments. The results indicate that, using a non-correction procedure, S3's make fewer errors than do S1's, when spatial discrimination problems have to be learned under water deprivation and all trials are given on the same day. In addition, it appears that in S3's the amount of retention after 24 hours exceeds that in S1's. These results justify the hypothesis that the differences in maze learning ability, which were found in previous investigations, may very well result from differences in the amount of exploratory behavior.

Chapter V discusses neurophysiological mechanisms connected with the level of activation. The concept "stimulus generalization with respect to novelty of a situation" is analyzed; it is proposed to substitute the concept "reward threshold" for the concept "stimulus generalization". The reward threshold, then, refers to the minimal amount of reward necessary for the animal to display behavioral activity. It is suggested that the reward threshold is connected with Carlton's inhibitory cholinergic system. A biochemical determination of AChE activity, which was measured in ten parts of the brain, reveals that in all these parts S1's show a higher level of AChE activity per mg wet tissue than S3's. Calculating correlation coefficients between AChE activity in ten parts of the brain and twenty aspects of exploratory behavior two significant correlations were found within each strain: a negative one between AChE activity in the ventral cortex and sniffing frequency and a positive one between AChE activity in the "rest" sample and frequency of grooming.

Finally, the present study leads to the following hypothesis: the differences between S1's and S3's as to AChE activity in parts of the brain refer to differences in the activity of an inhibitory cholinergic system. The function of this system is to suppress non-rewarding behaviors. The lesser amount of activity of the inhibitory cholinergic system in S3's than in S1's results in a lower reward threshold in S3's. Differences in reward threshold are revealed in the amount of exploratory behavior; S3's explore a novel situation for a considerably longer period than do S1's. The stronger exploratory tendency of S3's causes them to make more errors than S1's in those learning situations in which a correction procedure is followed. When a non-correction procedure is used, S3's appear to be better learners than S1's when the problem to be learned appeals to behaviors which are more frequent in S3's than in S1's. Also, because of their higher level of activation, possibly entailing a higher sensitivity of the cortex, S3's may assimilate a greater amount of information than do S1's.

LITERATUUR

- ADAMS, H.E. en LEWIS, D.J. (1962 a): Electroconvulsive shock, retrograde amnesia, and competing responses. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 299–301.
- ADAMS, H.E. en LEWIS, D.J. (1962 b): Retrograde amnesia and competing responses. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 302–305.
- ADLERSTEIN, A. en FEHRER, E. (1955): The effect of food deprivation on exploratory behavior in a complex maze. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 250–253.
- ANDERSON, E.E. (1938): Interrelationship of drives in the male albino rat. II. Intercorrelations between 47 measures of drives and learning. *Comp. Psychol. Monog.*, **14**, 1–119.
- ARDUINI, A. en ARDUINI, M.G. (1954): Effects of drugs and metabolic alterations on brain stem arousal mechanism. *J. Pharmacol. Exper. Therap.*, **110**, 76–85.
- BARNETT, S.A. (1963): *A study in behaviour*. London: Methuen.
- BARTLEY, S.H. en BISHOP, G.H. (1933): Factors determining the form of the electrical response from the optic cortex of the rabbit. *Amer. J. Physiol.*, **103**, 173–184.
- BENNETT, E.L.; CROSSLAND, J.; KRECH, D. en ROSENZWEIG, M.R. (1960): Strain differences in acetylcholine concentration in rat brain. *Nature*, **187**, 787–788.
- BENNETT, E.L.; KRECH, D. en ROSENZWEIG, M.R. (1963): Effects of environmental complexity and training on acetylcholinesterase and cholinesterase activity in rat brain. *Federat. Proc.*, **22**, 334 (abstract).
- BENNETT, E.L.; KRECH, D.; ROSENZWEIG, M.R.; KARLSSON, H.; DYE, N. en OHLANDER, A. (1958): Cholinesterase and lactic dehydrogenase activity in the rat brain. *J. Neurochem.*, **3**, 153–160.
- BENNETT, E.L.; ROSENZWEIG, M.R.; KRECH, D.; KARLSSON, H.; DYE, N. en OHLANDER, A. (1958): Individual, strain and age differences in cholinesterase activity of the rat brain. *J. Neurochem.*, **3**, 144–152.
- BENNETT, E.L.; ROSENZWEIG, M.R.; KRECH, D.; OHLANDER, A. en MORIMOTO, H. (1961): Cholinesterase activity and protein content of rat brain. *J. Neurochem.*, **6**, 210–218.
- BERGEN, A. VAN (1963): Replicaties. *Nederl. Tijdschr. Psychol.*, **18**, 336–340.
- BERLYNE, D.E. (1950): Novelty and curiosity as determinants of exploratory behaviour. *Brit. J. Psychol.*, **41**, 68–80.
- BERLYNE, D.E. (1955): The arousal and satiation of perceptual curiosity in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 238–246.
- BINDRA, D. (1959): *Motivation: a systematic reinterpretation*. New York: The Ronald Press Co.
- BINDRA, D. (1961): Components of general activity and the analysis of behavior. *Psychol. Rev.*, **68**, 205–215.
- BINDRA, D. (1963): Effects of nonreinforcement, drive-diminution, and punishment on relevant and irrelevant behavior in the runway. *Psychol. Rec.*, **13**, 273–282.
- BINDRA, D. en BARAN, D. (1959): Effects of methylphenidylacetate and chlorpromazine on certain components of general activity. *J. Exp. Anal. Behav.*, **2**, 343–350.
- BINDRA, D. en BLOND, J. (1958): A time-sample method for measuring general activity and its components. *Canad. J. Psychol.*, **12**, 74–76.
- BINDRA, D. en CLAUS, H.J. (1960): A test of the novelty-reactions interpretation of the effects of stimulus change. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 270–272.
- BINDRA, D. en MENDELSON, J. (1963): Training, drive level, and drug effects: a temporal analysis of their combined influence on behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 183–189.
- BINDRA, D. en SPINNER, N. (1958): Response to different degrees of novelty: the inci-

- dence of various activities. *J. Exp. Anal. Behav.*, **1**, 341–350.
- BINDRA, D. en THOMPSON, W.R. (1953): An evaluation of defecation and urination as measures of fearfulness. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 43–45.
- BINGHAM, W.E. en GRIFFITHS, W.J. JR. (1952): The effect of different environments during infancy on adult behavior in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **45**, 307–312.
- BLODGETT, H.C. (1931): The effect of the introduction of reward upon the maze performance of rats. *Univ. Calif. Public. Psychol.*, Vol. **4**, 113–134.
- BLOUGH, D.S. (1958): New test for tranquilizers. *Science*, **127**, 586–587.
- BOELL, E.J.; GREENFIELD, P. en SHEN, S.C. (1955): Development of cholinesterase in the optic lobes of the frog. (*Rana Pipiens*). *J. Exp. Zool.*, **129**, 415–451.
- BOLLES, R.C. (1960): Grooming behavior in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 306–310.
- BOLLES, R.C. (1963): Effect of food deprivation upon the rat's behavior in its home cage. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 456–460.
- BRAUN, H.W.; RUSSELL, R.R. en PATTON, R.A. (1949a): Duration of decrements in learning and retention following electroshock convulsions in the white rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **42**, 87–106.
- BRAUN, H.W.; RUSSELL, R.R. en PATTON, R.A. (1949 b): Duration of effect of electroshock convulsions on retention of a maze habit in white rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **42**, 322–337.
- BREEN, R.A. en MCGAUGH, J.L. (1961): Facilitation of maze learning with posttrial injections of picrotoxin. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 498–501.
- BUREŠ, J. en BUREŠOVÁ, O. (1963): Cortical spreading depression as a memory disturbing factor. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 268–272.
- BURGEN, A.S.V. en MACINTOSH, F.C. (1955): The physiological significance of acetylcholine. In: K.A.C. Elliott, I.H. Page en J.H. Quastel (Eds.): *Neurochemistry: The chemical dynamics of brain and nerve*. Springfield, Ill.: Ch. Thomas. p. 311–389.
- BURNHAM, W.H. (1903): Retroactive amnesia: illustrative cases and a tentative explanation. *Amer. J. Psychol.*, **14**, 382–396.
- BURNS, B.D. (1951): Some properties of isolated cerebral cortex in the unanaesthetized cat. *J. Physiol.*, **112**, 156–175.
- BURNS, B.D. (1954): The production of after-bursts in isolated unanaesthetized cerebral cortex. *J. Physiol.*, **125**, 427–446.
- BURT, G.S. (1962): Strain differences in picrotoxin seizure threshold. *Nature*, **193**, 301–302.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1931): Eine Methode zur Beobachtung von Ratten in Aufgabefreihen Situationen. *Arch. Néerl. de Physiol.*, **16**, 574–596.
- CAMPBELL, B.A. (1960): Effects of water deprivation on random activity. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 240–241.
- CAMPBELL, B.A. en SHEFFIELD, F.D. (1953): Relation of random activity to food deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 320–322.
- CARLTON, P.L. (1963): Cholinergic mechanisms in the control of behavior by the brain. *Psychol. Rev.*, **70**, 19–39.
- CERF, J.A. en OTIS, L.S. (1957): Heat narcosis and its effect on retention of a learned behavior in the goldfish. *Federat. Proc.*, **16**, 20–21 (abstract).
- CHAMBERLAIN, T.J.; HALICK, P. en GERARD, R.W. (1963): Fixation of experience in the rat spinal cord. *J. Neurophysiol.*, **26**, 662–673.
- CHAPMAN, R.M. en LEVY, N. (1957): Hunger drive and reinforcing effect of novel stimuli. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **50**, 233–238.
- CHOROVER, S.L. en SCHILLER, P.H. (1965): Short-term retrograde amnesia in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **59**, 73–78.

- CHOW, K.L. en JOHN, E.R. (1958): Effects of intracerebral injection of anticholinesterase drugs on behavior in rats. *Science*, **128**, 781-782.
- CHOW, K.L. en JOHN, E.R. (1959): *Science*, **129**, 64.
- CLAUS, H.J. en BINDRA, D. (1960): Reactions to novelty and stimulus-change induced response decrement. *Canad. J. Psychol.*, **14**, 101-110.
- COONS, E.E. en MILLER, N.E. (1960): Conflict versus consolidation of memory traces to explain "retrograde amnesia" produced by ECS. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 524-531.
- CRONHOLM, B. en MOLANDER, L. (1958): Influence of an interpolated ECS on retention of memory material. *Univ. Stockholm Psychol. Lab. Rep.* no. 61.
- CURTI, M.W. (1935): Native fear responses of white rats in the presence of cats. *Psychol. Monog.*, **46**, no. 210, 78-98.
- CURTI, M.W. (1942): A further report on fear responses of white rats in the presence of cats. *J. Comp. Psychol.*, **34**, 51-53.
- DARKEN, M.A. (1964): Puromycin inhibition of protein synthesis. *Pharmacol. Rev.*, **16**, 223-243.
- DASHIELL, J.F. (1925): A quantitative demonstration of animal drive. *J. Comp. Psychol.*, **5**, 205-208.
- DASHIELL, J.F. (1949): *Fundamentals of general psychology*. Boston: Houghton-Mifflin. third ed.
- DAVIS, R.E.; BRIGHT, P.J. en AGRANOFF, B.W. (1965): Effect of ECS and puromycin on memory in fish. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **60**, 162-166.
- DAVIS, W.M.; CAPEHART, J. en LLEWELLIN, W.L. (1961): Mediated acquisition of a fear-motivated response and inhibitory effects of chlorpromazine. *Psychopharmacologia*, **2**, 268-276.
- DELL, P.C. (1960): Intervention of an adrenergic mechanism during brain stem reticular activation. In: J.R. Vane et al. (Eds.): *adrenergic mechanisms*. Boston: Little, Brown p. 393-409.
- DEMBER, W.N. (1956): Response by the rat to environmental change. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **49**, 93-95.
- DEMBER, W.N. (1958): A comment on "studies" on "response by the rat to environmental change". *Psychol. Rep.*, **4**, 242.
- DEMBER, W.N. en EARL, R.W. (1957): Analysis of exploratory, manipulatory, and curiosity behaviors. *Psychol. Rev.*, **64**, 91-96.
- DEMBO, T. (1930): Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. *Arch. Néerl. de Physiol.*, **15**, 402-412.
- DENNIS, W. (1935): A comparison of the rat's first and second exploration of a maze unit. *Amer. J. Psychol.*, **47**, 488-490.
- DENNIS, W. (1939): Spontaneous alternation in rats as an indication of the persistence of stimulus effects. *J. Comp. Psychol.*, **28**, 305-312.
- DENNIS, W. en SOLLENBERGER, R.J. (1934): Negative adaptation in the maze exploration of albino rats. *J. Comp. Psychol.*, **18**, 197-206.
- DIAMOND, M.C.; KRECH, D. en ROSENZWEIG, M.R. (1964): The effects of an enriched environment on the histology of the rat cerebral cortex. *J. Comp. Neurol.*, **123**, 111-119.
- DINGMAN, W. en SPORN, M.B. (1961): The incorporation of 8-azaguanine into rat brain R.N.A. and its effect on maze-learning by the rat: an inquiry into the biochemical basis of memory. *J. Psychiat. Res.*, **1**, 1-11.
- DINGMAN, W. en SPORN, M.B. (1964): Molecular theories of memory. *Science*, **144**, 26-29.
- DOTY, B.A. en DOTY, L.A. (1964): Effect of age and chlorpromazine on memory consolidation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **57**, 331-334.

- DOTY, L.A. en DOTY, B.A. (1963): Chlorpromazine-produced response decrements as a function of problem difficulty level. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 740-745.
- DUDA, J.J. en BOLLES, R.C. (1963): Effects of prior deprivation, current deprivation, and weight loss on the activity of the hungry rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 569-571.
- DUFFY, E. (1962): *Activation and behavior*. New York: John Wiley & Sons.
- DUNCAN, C.P. (1948): Habit reversal induced by electroshock in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **41**, 11-16.
- DUNCAN, C.P. (1949): The retroactive effect of electroshock on learning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **42**, 32-44.
- EAYRS, J.T. (1954): Spontaneous activity in the rat. *Brit. J. Anim. Behav.*, **11**, 25-30.
- ENGOLD, B. (1956): *Problem-solving by mature rats as conditioned by the length, and age of imposition, of earlier free-environment experience*. Unpubl. doct. diss. Univ. Florida. (Gecit. in Woods, 1959).
- ESTES, W.K. (1950): Toward a statistical theory of learning. *Psychol. Rev.*, **57**, 94-107.
- ESTES, W.K. en SCHOEFLER, M.S. (1955): Analysis of variables influencing alternation after forced trials. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 357-362.
- FEHMI, L. en MCGAUGH, J.L. (1961): Discrimination learning by descendants of Tryon maze bright and maze dull strains. *Psychol. Rep.*, **8**, 122.
- FESSARD, A. en SZABO, T. (1951): La facilitation de post-activation comme facteur de plasticité dans l'établissement des liaisons temporaires. In: J.F. Delafresnaye (Ed.): *Brain mechanisms and learning*. Oxford: Blackwell, p. 353-373.
- FINGER, F.W. (1951): The effect of food deprivation and subsequent satiation upon general activity in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **44**, 557-564.
- FINGER, F.W. en REID, L.S. (1952): The effect of water deprivation and subsequent satiation upon general activity in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **45**, 368-372.
- FINGER, F.W.; REID, L.S. en WEASNER, M.H. (1960): Activity changes as a function of reinforcement under low drive. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 385-387.
- FLESCHER, D. (1941): L'amnesia retrograda dopo l'ettrshock: Contributo allo studio della patogenesi della amnesia in genere. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.*, **48**, 1-28.
- FORGAYS, D.G. en FORGAYS, J.W. (1952): The nature of the effects of free environmental experience on the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **45**, 322-328.
- FULLER, J.L. en THOMPSON, W.R. (1960): *Behavior genetics*. New York: John Wiley & Sons.
- GAITO, J. (1963): DNA and RNA as memory molecules. *Psychol. Rev.*, **70**, 471-480.
- GAITO, J. en ZAVALA, A. (1964): Neurochemistry and learning. *Psychol. Bull.*, **61**, 45-62.
- GARNER, W.R. (1962): *Uncertainty and structure as psychological concepts*. New York: John Wiley & Sons.
- GARRETT, H.E. (1946): *Statistics in psychology and education*. New York: Longmans, Green & Co.
- GEER, J.P. van de (1957 a): Psychologische toepassingen van de informatietheorie I. *Nederl. Tijdschr. Psychol.*, **12**, 295-328.
- GEER, J.P. van de (1957 b): Psychologische toepassingen van de informatietheorie II. *Nederl. Tijdschr. Psychol.*, **12**, 333-357.
- GEIER, F.M.; LEVIN, M. en TOLMAN, E.C. (1941): Individual differences in emotionality, hypothesis formation, vicarious trial and error, and visual discrimination learning in rats. *Comp. Psychol. Monog.*, **17**, no. 3.
- GERARD, R.W. (1949): Physiology and psychiatry. *Amer. J. Psychiat.*, **106**, 161-173.
- GERARD, R.W. (1953): What is memory? *Sci. Amer.*, **189**, 118-126.
- GERARD, R.W. (1955): Biological root of psychiatry, *Science*, **122**, 225-230.
- GERARD, R.W. (1963): Symposium: theoretical-experimental approaches to memory:

the material basis of memory. *J. verb. learn. verb. behav.*, **2**, 22–33.

GLANZER, M. (1953 a): The role of stimulus satiation in spontaneous alternation. *J. Exp. Psychol.*, **45**, 387–393.

GLANZER, M. (1953 b): Stimulus satiation: an explanation of spontaneous alternation and related phenomena. *Psychol. Rev.*, **60**, 257–268.

GLANZER, M. (1958): Curiosity, exploratory drive and stimulus satiation. *Psychol. Bull.*, **55**, 302–315.

GLICKMAN, S.E. (1961): Perseverative neural processes and consolidation of the memory trace. *Psychol. Bull.*, **58**, 218–233.

GRIFFITH, C.R. (1919): A possible case of instinctive behavior in the white rat. *Science*, **50**, 166–167.

GRIFFITH, C.R. (1920): The behavior of white rats in the presence of cats. *Psychobiol.*, **2**, 19–28.

GROSSMAN, S.P.; PETERS, R.H.; FREEDMAN, P.E. en WILLER, H.I. (1965): Behavioral effects of cholinergic stimulation of the thalamic reticular formation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **59**, 57–65.

GUTHRIE, E.R. (1935): *The psychology of learning*. New York: Harper.

HAGBARTH, K.E. en KERR, D. I. B. (1954): Central influences on spinal afferent conduction. *J. Neurophysiol.*, **17**, 295–307.

HALL, C. S. (1934): Emotional behavior in the rat. 1. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *J. Comp. Psychol.*, **18**, 385–403.

HALL, J. F. (1955): Activity as a function of a restricted drinking schedule. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 265–266.

HALL, J. F. en HANFORD, P. V. (1954): Activity as a function of a restricted feeding schedule. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **47**, 362–363.

HALL, J. F.; LOW, L. en HANFORD, P. V. (1960): A comparison of the activity of hungry, thirsty, and satiated rats in the Dashiell checkerboard maze. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 155–158.

HALL, J. F.; SMITH, K.; SCHNITZER, S. B. en HANFORD, P. V. (1953): Elevation of activity level in the rat following transition from ad libitum to restricted feeding. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 429–433.

HAMILTON, G. V. (1911): A study of trial-and-error reactions in mammals. *J. Anim. Behav.*, **1**, 33–66.

HAMILTON, J. A. (1935): *The association between brain size and maze ability in the white rat*. Unpubl. Ph. D. Thesis. Univ. Calif. (Gecit. in: Rosenzweig, 1964).

HARLOW, H. F. (1958): Behavioral contributions to interdisciplinary research. In: H. F. Harlow en C. N. Woolsey (Eds.): *Biological and biochemical bases of behavior*. Madison: Univ. Wisc. Press, p. 3–23.

HAYES, K. J. (1948): Cognitive and emotional effects of electroconvulsive shock in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **41**, 40–61.

HAYES, K. J. (1953): Anoxic and convulsive amnesia in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 216–217.

HEBB, D. O. (1955): Drives and the C.N.S. (Conceptual nervous system). *Psychol. Rev.*, **62**, 243–254.

HEBB, D.O. (1958): Alice in Wonderland or psychology among the biological sciences. In: H. F. Harlow en C. N. Woolsey (Eds.): *Biological and biochemical bases of behavior*. Madison: Univ. Wisc. Press, p. 451–467.

HEBB, D. O. (1961): *The organization of behavior*. New York: Science Ed.

HEINBECKER, P. en BARTLEY, S. H. (1939): Manner of strychnine action on nervous system. *Amer. J. Physiol.*, **125**, 172–187.

HERIOT, J. T. en COLEMAN, P. D. (1962): The effect of electroconvulsive shock on

- retention of a modified "one-trial" conditioned avoidance. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 1082-1084.
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R. en SCHERRER, H. (1955): "Habituation" to acoustic stimuli in cochlear nucleus. *Federat. Proc.*, **14**, 71 (abstract).
- HERNÁNDEZ-PEÓN, R.; SCHERRER, H. en JOUVET, M. (1956): Modification of electrical activity in cochlear nucleus during "attention" in unanesthetized cats. *Science*, **123**, 331-332.
- HERON, W. T. (1935): The inheritance of maze learning ability in rats. *J. Comp. Psychol.*, **19**, 77-89.
- HERON, W. T. (1941): The inheritance of brightness and dullness in maze learning ability in the rat. *J. Genet. Psychol.*, **59**, 41-49.
- HILGARD, E. R. (1956): *Theories of learning*. New York: Appleton-Century Crofts. sec. ed.
- HILGARD, E. R. en MARQUIS, D. G. (1940): *Conditioning and learning*. New York: Appleton-Century Co.
- HOLT, E. B. (1931): *Animal drive and the learning process*. London: Williams and Norgate.
- HUDSPETH, W. J.; MCGAUGH, J. L. en THOMSON, C. W. (1964): Aversive and amnesic effects of electroconvulsive shock. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **57**, 61-64.
- HULL, C. L. (1932): The goal gradient hypothesis and maze learning. *Psychol. Rev.*, **39**, 25-43.
- HULL, C. L. (1934): The rat's speed-of-locomotion gradient in approach to food. *J. Comp. Psychol.*, **17**, 393-422.
- HULL, C. L. (1943): *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century Co.
- HYDÉN, H. en PIGON, A. (1960): A cytophysiological study of the functional relationship between oligo-dendroglial cells and nerve cells of Deiter's nucleus. *J. Neurochem.*, **6**, 57-72.
- HYMOVITCH, B. (1952): The effects of experimental variations on problem-solving in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **45**, 313-321.
- JAGODA, H. en D'AMATO, M. R. (1960): Response repetition in a free-responding situation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 264-266.
- JONGE, H. DE en WIELENGA, G. (1953): *Statistische methoden in de psychologie*, Deel I. Groningen: Wolters.
- KARSTEN, A. (1928): Untersuchungen zur Handlungs- und Affektpsychologie. V. Psychische "Sättigung". *Psychol. Forsch.*, **10**, 142-154.
- KELEMEN, K. en BOVET, D. (1961): Effect of drugs upon the defensive behaviour of rats. *Acta physiol. hung.*, **19**, 143-154.
- KIMBALL, R. C.; KIMBALL, L. T. en WEAVER, H. E. (1953): Latent learning as a function of the number of differential cues. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 274-280.
- KÖHLER, W. (1938): *The place of value in a world of facts*. New York: Liveright.
- KRECH, D.; ROSENZWEIG, M. R. en BENNETT, E. L. (1956): Dimensions of discrimination and level of cholinesterase activity in the cerebral cortex of the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **49**, 261-268.
- KRECH, D.; ROSENZWEIG, M. R. en BENNETT, E. L. (1960 a): Interhemispheric effects of cortical lesions on brain biochemistry. *Science*, **132**, 352-353.
- KRECH, D.; ROSENZWEIG, M. R. en BENNETT, E. L. (1960 b): Effects of environmental complexity and training on brain chemistry. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 509-519.
- KRECH, D.; ROSENZWEIG, M. R. en BENNETT, E. L. (1961): On the trail of the memory trace. *Psychol. Beiträge*, **6**, 472-483.
- KRECH, D.; ROSENZWEIG, M. R. en BENNETT, E. L. (1962): Relations between brain chemistry and problem-solving, among rats raised in enriched and impoverished

- environments. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 801-807.
- KRECH, D.; ROSENZWEIG, M. R.; BENNETT, E. L. en KRUECKEL, B. (1954): Enzyme concentrations in the brain and adjustive behavior-patterns. *Science*, **120**, 994-996.
- KRECHEVSKY, I. (1932 a): "Hypothesis" versus "chance" in the presolution period in sensory discrimination learning. *Univ. Calif. Publ. Psychol.*, **6**, 27-44.
- KRECHEVSKY, I. (1932 b): The genesis of "hypotheses" in rats. *Univ. Calif. Publ. Psychol.*, **6**, 45-64.
- KRECHEVSKY, I. (1932 c): "Hypotheses" in rats. *Psychol. Rev.*, **39**, 516-532.
- KRECHEVSKY, I. (1933 a): Hereditary nature of "hypotheses". *J. Comp. Psychol.*, **16**, 99-116.
- KRECHEVSKY, I. (1933 b): The docile nature of "hypotheses". *J. Comp. Psychol.*, **15**, 429-443.
- KRECHEVSKY, I. (1935): Brain mechanisms and "hypotheses". *J. Comp. Psychol.*, **19**, 425-468.
- LANSING, R. W. (1957): Relation of brain and tremor rhythms to visual reaction time. *EEG clin. Neurophysiol.*, **9**, 497-504.
- LANSING, R. W.; SCHWARTZ, E. en LINDSLEY, D. B. (1959): Reaction time and EEG activation under alerted and nonalerted conditions. *J. Exp. Psychol.*, **58**, 1-7.
- LASHLEY, K. S. (1917): The effect of strychnine and caffeine upon rate of learning. *Psychobiol.*, **1**, 141-170.
- LASHLEY, K. S. (1929): *Brain mechanisms and intelligence*. Chicago: Univ. Chicago Press.
- LEUKEL, F. P. (1957): The effect of ECS and pentothal anaesthesia on maze learning and retention. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **50**, 300-306.
- LEVIN, H. en FORGAYS, D. G. (1960): Sensory change as immediate and delayed reinforcement for maze learning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 194-196.
- LEVINE, S. (1958): A reply to a comment by Dember. *Psychol. Rep.*, **4**, 433.
- LEVINE, S.; STAATS, S. R. en FROMMER, G. (1958): Studies on "response by the rat to environmental change". *Psychol. Rep.*, **4**, 139-144.
- LINDSLEY, D. B. (1958): The reticular system and perceptual discrimination. In: H. H. Jasper et al. (Eds.): *Reticular formation of the brain*. Boston: Little Brown, p. 513-534.
- LINDSLEY, D. B. (1960): Attention, consciousness, sleep and wakefulness. In: J. F. Field (Ed.): *Handbook of Physiology. Section 1. Neurophysiology*, Vol. III, Washington D.C.: Am. Soc. Physiol. p. 1553-1593.
- LONGO, V. G.; SILVESTRINI, B. en BOVET, D. (1959): An investigation of convulsant properties of the 5-7-diphenyl-1-3-diazadamantan-6-01 (1757 I.S.) *J. Pharmacol. Exper. Therap.*, **126**, 41-49.
- LORENTE de NÓ, R. (1938): Analysis of the activity of the chains of internuncial neurons. *J. Neurophysiol.*, **1**, 207-244.
- MADSEN, M. C. en MCGAUGH, J. L. (1961): The effect of ECS on one-trial avoidance learning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 522-523.
- MAGOUN, H. W. (1963): *The waking brain*. Springfield, Ill.: Thomas. sec. ed.
- MCCORQUODALE, K. en MEEHL, P. E. (1951): On the elimination of cul entries without obvious reinforcement. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **44**, 367-371.
- MCDUGALL, W. (1901): Experimentelle Beiträge zur Lehre von Gedächtniss: Von G. E. Müller und A. Pilzecker. *Mind*, **10**, 388-394.
- MCDUGALL, W. (1908): *An introduction to social psychology*. London: Methuen.
- MCDOWELL, A. A.; DAVIS, R. T. en STEEL, J. P. (1956): Application of systematic direct observational methods to analysis of the radiation syndrome in monkeys. *Percept. and Motor Skills*, **6**, 117-130.
- MCGAUGH, J. L. (1959): *Some neurochemical factors in learning*. Unpubl. doct. thesis,

Univ. Calif. Berkeley.

MCGAUGH, J. L.; JENNINGS, R. D. en THOMSON, C. W. (1962): The effect of distribution of practice on the maze learning of descendants of Tryon maze bright and maze dull strains. *Psychol. Rep.*, **9**, 147-150.

MCGAUGH, J. L. en PETRINOVICH, L. (1959): The effect of strychnine sulphate on maze-learning. *Amer. J. Psychol.*, **72**, 99-102.

MCGAUGH, J. L. en THOMSON, C. W. (1962): Facilitation of simultaneous discrimination learning with strychnine sulphate. *Psychopharmacologia*, **3**, 166-172.

MCGAUGH, J. L.; THOMSON, C. W.; WESTBROOK, W. H. en HUDSPETH, W. J. (1962): A further study of learning facilitation with strychnine sulphate. *Psychopharmacologia*, **3**, 352-360.

MCGAUGH, J. L.; WESTBROOK, W. en BURT, G. (1961): Strain differences in the facilitative effects of 5-7-diphenyl-1-3-diazadamantan-6-01 (1757 I.S.) on maze learning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 502-505.

MCGAUGH, J. L.; WESTBROOK, W. H. en THOMSON, C. W. (1962): Facilitation of maze learning with posttrial injections of 5-7-diphenyl-1-3-diazadamantan-6-01 (1757 I.S.). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 710-713.

MCLENNAN, H. en ELLIOTT, K. A. C. (1951): Effects of convulsant and narcotic drugs on acetylcholine synthesis. *J. Pharmacol.*, **103**, 35-53.

MERRILL, B. (1946): A measurement of mother-child interaction. *J. Abn. Soc. Psychol.*, **41**, 37-49.

MILLER, N. E. en COONS, E. E. (1955): Conflict versus consolidation of memory to explain "retrograde amnesia" produced by ECS. *Amer. Psychologist*, **10**, 394-395 (abstract).

MONTGOMERY, K. C. (1952): Exploratory behavior and its relation to spontaneous alternation in a series of maze exposures. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **45**, 50-57.

MONTGOMERY, K. C. (1953 a): The effects of hunger and thirst drives upon exploratory behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 315-319.

MONTGOMERY, K. C. (1953 b): Exploratory behavior as a function of "similarity" of stimulus situations. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 129-133.

MONTGOMERY, K. C. (1954): The role of exploratory drive in learning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **47**, 60-64.

MONTGOMERY, K. C. (1955): The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 254-260.

MONTGOMERY, K. C. en MONKMAN, J. A. (1955): The relation between fear and exploratory behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 132-136.

MONTGOMERY, K. C. en SEGALL, M. (1955): Discrimination learning based upon the exploratory drive. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 225-228.

MORGAN, C. T. (1961): *Introduction to psychology*. New York: McGraw-Hill. sec. ed.

MORONEY, M. J. (1957): *Facts from figures*. Harmondsworth (G-B) Penguin. Third Rev. Ed.

MOROZ, M. (1959): Effect of pentobarbital sodium on the behavior of rats in the Krech hypothesis apparatus. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **52**, 172-174.

MOSKOWITZ, M. J. (1959): Running-wheel activity in the white rat as a function of combined food and water deprivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **52**, 621-625.

MUENZINGER, K. F. en CONRAD, D. G. (1953): Latent learning through negative transfer. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 1-8.

MÜLLER, G. E. en PILZECKER, A. (1900): Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtniss. *Z. Psychol., Ergänzungsband* **1**, 1-300.

MUNN, N. L. (1950): *Handbook of psychological research on the rat*. Boston: Houghton Mifflin.

- NACHMANSOHN, D. (1938): Sur l'action de la strychnine. *C.R. Soc. Biol.*, **129**, 941-943.
- NISSSEN, H. W. (1930): A study of exploratory behavior in the white rat by means of the obstruction method. *J. Genet. Psychol.*, **37**, 361-376.
- NISSSEN, H. W. (1946): "Freezing" behavior in rats. *Science*, **103**, 27.
- PARÉ, W. (1961): The effect of caffeine and seconal on a visual discrimination task. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 506-509.
- PEARLMAN, C. A.; SHARPLESS, S. K. en JARVIK, M. E. (1961): Retrograde amnesia produced by anesthetic and convulsant agents. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 109-112.
- PEIRCE, J. T. (1959): Cerebral cholinesterase activity and "hypothesis" behavior in a problemless apparatus. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **52**, 168-171.
- PENNINGTON, D. F. (1958): The effect of ECS on retention of a discrimination habit in rats subjected to anoxia. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **51**, 687-689.
- PEPLER, W. J. en PEARSE, A. G. E. (1957): The histochemistry of the esterases of rat brain, with special reference to those of the hypothalamic nuclei. *J. Neurochem.*, **1**, 193-202.
- PETRINOVICH, L. (1963): Facilitation of successive discrimination learning by strychnine sulphate. *Psychopharmacologia*, **4**, 103-113.
- PRYOR, G. T. (1964): *Brain serotonin and behavior in selected strains of rats*. Unpubl. Doct. Thesis. Univ. Calif. Berkeley.
- RABINOVITCH, M. S. en ROSVOLD, H. E. (1951): A closed-field intelligence test for rats. *Canad. J. Psychol.*, **5**, 122-128.
- RAMÓN Y CAJAL, S. (1895): *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les vertébrés*. Parijs: Reinwald.
- RANSMEIER, R. E. en GERARD, R. W. (1954): Effects of temperature, convulsion and metabolic factor on rodent memory and EEG. *Amer. J. Physiol.*, **179**, 663-664. (abstract).
- RESTLE, F. (1955): A theory of discrimination learning. *Psychol. Rev.*, **62**, 11-19.
- RICHARDS, W. J. en LESLIE, G. R. (1962): Food and water deprivation as influences on exploration. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 834-837.
- RICHTER, C. P. (1927): Animal behavior and internal drives. *Quart. Rev. Biol.*, **2**, 307-343.
- RIESS, B. F. (1945): A possible explanation of "freezing" behavior in rats. *Science*, **102**, 570.
- RIESS, B. F. (1946 a): "Freezing" behavior in rats and its social causation. *J. soc. Psychol.*, **24**, 249-251.
- RIESS, B. F. (1946b): a correction. *Science*, **103**, 27.
- RODERICK, T. H. (1960): Selection for cholinesterase activity in the cerebral cortex of the rat. *Genetics*, **45**, 1123-1140.
- ROSENZWEIG, M. R. (1964): Effects of heredity and environment on brain chemistry, brain anatomy and learning ability in the rat. *Kansas studies in education*. Vol. 14, no. 3, p. 3-34.
- ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D. en BENNETT, E. L. (1956): Effects of pentobarbital sodium on adaptive behavior patterns in the rat. *Science*, **123**, 371-372.
- ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D. en BENNETT, E. L. (1958 a): Brain chemistry and adaptive behavior. In: H.F. Harlow and C.N. Woolsey (Eds.): *Biological and biochemical bases of behavior*. Madison: Univ. Wisc. Press, p. 367-400.
- ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D. en BENNETT, E. L. (1958 b): Brain enzymes and adaptive behavior. In: *Ciba foundation symposium on the neurological basis of behaviour*. London: Churchill, p. 337-355.
- ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D. en BENNETT, E. L. (1959): Acetylcholine metabolism and behavior of rats. *Science*, **129**, 62-64.

- ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D. en BENNETT, E. L. (1960): A search for relations between brain chemistry and behavior. *Psychol. Bull.*, **57**, 476-492.
- ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D.; BENNETT, E. L. en DIAMOND, M. C. (1962): Effects of environmental complexity and training on brain chemistry and anatomy: a replication and extension. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 429-437.
- ROSVOLD, H. E. en MIRSKY, A. F. (1954): The closed-field intelligence test for rats adapted for water-escape motivation. *Canad. J. Psychol.*, **8**, 10-16.
- ROTHBALLER, A. B. (1959): The effect of catecholamines on the central nervous system. In: O. Kroyer (Ed.): *symposium on catecholamines*. Baltimore: Williams en Wilkins. p. 494-547.
- ROWLAND, G. L. en WOODS, P. J. (1961): Performance of the Tryon bright and dull strains under two conditions in a multiple T-maze. *Canad. J. Psychol.*, **15**, 20-28.
- RUCH, T. C.; PATTON, H. D.; WOODBURY, J. W. en TOWE, A. L. (1962): *Neurophysiology*. Philadelphia: Saunders.
- RUSSELL, W. R. en NATHAN, P. W. (1946): Traumatic amnesia. *Brain*, **69**, 280-300.
- SAMUELS, I. (1959): Reticular mechanisms and behavior. *Psychol. Bull.*, **56**, 1-25.
- SAWYER, C. H. (1955): Further experiments on cholinesterase and reflex activity in amblystoma larvae. *J. Exp. Zool.*, **129**, 561-578.
- SEARLE, L. V. (1949): The organization of hereditary maze-brightness and maze-dullness. *Genet. Psychol. Monog.*, **39**, 279-325.
- SHAND, A. F. (1914): *The foundations of character*. London: MacMillan.
- SHANNON, C. E. en WEAVER, W. (1949): *The mathematical theory of communication* Urbana: Univ. of Ill. Press.
- SHARPLESS, S. en JASPER, H. H. (1956): Habituation of the arousal reaction. *Brain*, **79**, 655-680.
- SHEFFIELD, F. D. en CAMPBELL, B. A. (1954): The role of experience in the "spontaneous" activity of hungry rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **47**, 97-100.
- SHIRLEY, M. (1928): Studies of activity, activity rhythms, age and activity, activity after rest. *J. Comp. Psychol.*, **8**, 159-186.
- SIEGEL, P. S. en STEINBERG, M. (1949): Activity level as a function of hunger. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **42**, 413-416.
- SIEGEL, S. (1956): *Nonparametric statistics*. New York: McGraw-Hill.
- SKINNER, B. F. (1938): *The behavior of organisms*. New York: Appleton-century Co.
- SOLOMON, R. L. (1948): The influence of work on behavior. *Psychol. Bull.*, **45**, 1-40.
- SPENCE, K. W. (1936): The nature of discrimination learning in animals. *Psychol. Rev.*, **43**, 427-449.
- SPENCE, K. W. (1937): The differential response in animals to stimuli varying within a single dimension. *Psychol. Rev.*, **44**, 430-444.
- SPENCE, K. W. (1945): An experimental test of the continuity and non-continuity theories of discrimination learning. *J. Exp. Psychol.*, **35**, 253-266.
- SPERTI, L. en SPERTI, S. (1959): Effects of chronic lesions of the peduncles on cerebellum cholinesterase activity in the albino rat. *Experientia*, **XV**, 441.
- STAINBROOK, E. (1948): The effects of electrically induced convulsions on animal behavior. *J. Pers.*, **17**, 2-8.
- STEIN, L. en RAY, O. S. (1960): Brain stimulation reward "thresholds" selfdetermined in rat. *Psychopharmacologia*, **1**, 251-256.
- STRATTON, L. O. en PETRINOVICH, L. (1963): Post-trial injections of an anti-cholinesterase drug and maze learning in two strains of rats. *Psychopharmacologia*, **5**, 47-54.
- STRONG, T. N. JR. (1957): Activity in the white rat as a function of apparatus and hunger. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **50**, 596-600.
- TAYLOR, J. G. (1949): Behavior oscillation and the growth of preferences. *Psychol.*

Rev., 56, 77-87.

TEGHTSOONIAN, R. en CAMPBELL, B. A. (1960): Random activity of the rat during food deprivation as a function of environmental conditions. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 53, 242-244.

THIESSEN, D. D.; SCHLESINGER, K. en CALHOUN, W. (1962): Better learning: neural enhancement or reduced interference? *Psychol. Rep.*, 9, 493-496.

THOMPSON, R. (1957 a): The comparative effects of ECS and anoxia on memory. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 50, 397-400.

THOMPSON, R. (1957 b): The effect of ECS on retention in young and adult rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 50, 644-646.

THOMPSON, R. (1957 c): Retroactive effect of interpolated visual stimulation. *Psychol. Rep.*, 3, 183-188.

THOMPSON, R. en BRYANT, J. H. (1955): Memory as affected by activity of the relevant receptor. *Psychol. Rep.*, 1, 393-400.

THOMPSON, R. en DEAN, W. (1955): A further study on the retroactive effect of ECS. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 48, 488-491.

THOMPSON, R. en PENNINGTON, D. F. (1957): Memory decrement produced by ECS as a function of the distribution of original learning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 50, 401-404.

THOMPSON, R. en PRYER, R. S. (1956): The effect of anoxia on the retention of a discrimination habit. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 49, 297-300.

THOMPSON, R.; HARAVEY, F.; PENNINGTON, D. F.; SMITH, J. JR.; GANNON, D. en STOCKWELL, F. (1958): An analysis of the differential effects of ECS on memory in young and adult rats. *Canad. J. Psychol.*, 12, 83-96.

THOMPSON, W. R. (1953): Exploratory behavior as a function of hunger in "bright" and "dull" rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 46, 323-326.

THOMPSON, W. R. (1954): The inheritance and development of intelligence. *Proc. Assoc. Res. nerv. ment. Dis.*, 33, 209-231.

THOMPSON, W. R. en SOLOMON, L. M. (1954): Spontaneous pattern discrimination in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 47, 104-107.

THOMSON, C. W.; MCGAUGH, J. L.; SMITH, C. E.; HUDSPETH, W. J. en WESTBROOK, W. H. (1961): Strain differences in the retroactive effects of electroconvulsive shock on maze learning. *Canad. J. Psychol.*, 15, 69-74.

THORNDIKE, R. L. (1935): Organization of behavior in The albino rat. *Genet. Psychol. monog.*, 17, 1-70.

TOLMAN, E. C. (1924): Inheritance of maze learning ability in the rat. *J. Comp. Psychol.*, 4, 1-18.

TOLMAN, E. C. (1925): Purpose and cognition: the determiners of animal learning. *Psychol. Rev.*, 32, 285-287.

TOLMAN, E. C. (1932): *Purposive behavior in animals and men*. New York: Century Co.

TOLMAN, E. C.; TRYON, R. C. en JEFFRESS, L. A. (1929): A self-recording maze with an automatic delivery table. *Univ. Calif. Publ. Psychol.*, 4, 99-112.

TOWER, D. B. (1958): The neurochemical substrates of cerebral function and activity. In: H.F. Harlow en C. N. Woolsey (Eds.): *biological and biochemical bases of behavior*. Madison: Univ. Wisc. Press. p. 285-366.

TREICHLER, F. R. en HALL, J. F. (1962): The relationship between deprivation weight loss and several measures of activity. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 55, 346-349.

TRYON, R. C. (1930): Studies in individual differences in maze ability. I. The measurement of the reliability of individual differences. *J. Comp. Psychol.*, 11, 145-170.

TRYON, R. C. (1931 a): Studies in individual differences in maze ability. II. The determination of individual differences by age, weight, sex and pigmentation. *J. Comp.*

Psychol., **12**, 1–22.

TRYON, R. C. (1931 b): Studies in individual differences in maze ability. IV. The constancy of individual differences: correlation between learning and relearning. *J. Comp. Psychol.*, **12**, 303–345.

TRYON, R. C. (1940 a): Genetic differences in maze learning ability in rats. *Yearbk. Nat. Soc. Stud. Educ.*, **39**, part. I, p. 111–119.

TRYON, R. C. (1940 b): Studies in individual differences in maze ability. VII. The specific components of maze ability, and a general theory of psychological components. *J. Comp. Psychol.*, **30**, 283–335.

TRYON, R. C. (1942): Individual differences. In: F.A. Moss (ed.): *comparative psychology*. New York: Prentice Hall, hoofdstuk 12.

VAUGHN, C. L. (1937): Factors in rat learning, an analysis of the intercorrelations between 34 variables. *Comp. Psychol. Monog.*, **14**, no. 3.

WAINE, M. C. (1947): A time analysis of certain aspects of the behavior of small groups of caged mice. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **10**, 371–387.

WALK, R. D. (1960): Response of dark- and light-reared rats to stimulus change. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 609–611.

WALKER, E. L.; DEMBER, W. N.; EARL, R. W. en KAROLY, A. J. (1955 a): Choice alternation: I stimulus vs place vs response. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 19–23.

WALKER, E. L.; DEMBER, W. N.; EARL, R. W.; FLIEGE, S. E. en KAROLY, A. J. (1955 b): Choice alternation: II exposure to stimulus or stimulus and place without choice. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 24–28.

WALKER, E. L.; DEMBER, W. N.; EARL, R. W.; FAWL, C. L. en KAROLY, A. J. (1955 c): Choice alternation: III response intensity vs response discriminability. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 80–85.

WATSON, J. B. (1914): A circular maze with camera lucida attachment. *J. anim. Behav.*, **4**, 56–59.

WEASNER, M. H.; FINGER, F. W.; en REID, L. S. (1960): Activity changes under food deprivation as a function of recording device. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 470–474.

WEINBERGER, N. M. en LINDSLEY, D. B. (1964): Behavioral and electroencephalographic arousal to contrasting novel stimulation. *Science*, **144**, 1355–1357.

WEISSMAN, A. (1963): Effect of electroconvulsive shock intensity and seizure pattern on retrograde amnesia in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 806–810.

WEISSMAN, A. (1964): Retrograde amnesic effect of supramaximal electroconvulsive shock on one-trial acquisition in rats: a replication. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **57**, 248–250.

WESTBROOK, W. H. en MCGAUGH, J. L. (1964): Drug facilitation of latent learning. *Psychopharmacologia*, **5**, 440–446.

WHALEN, R. E. (1961): Strain differences in sexual behavior of the male rat. *Behavior*, **18**, 199–204.

WHERRY, R. J. (1941): Determination of the specific components of maze-ability for Tryon's bright and dull rats by means of factorial analysis. *J. Comp. Psychol.*, **32**, 237–252.

WHITEHOUSE, J. M. (1964): Effects of atropine on discrimination learning in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **57**, 13–15.

WHITEHOUSE, J. M.; LLOYD, A. J. en FIFER, S. A. (1964): Comparative effects of atropine and methylatropine on maze acquisition and eating. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **58**, 475–476.

WHITTAKER, J. O. (1965): *Introduction to psychology*. Philadelphia: Saunders.

WILLIAMS, M. (1950): Memory studies in electric convulsion therapy. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, **13**, 30–35.

- WINER, B. J. (1962): *Statistical principles in experimental design*. New York: McGraw-Hill.
- WITKIN, H. A. (1940): "Hypotheses" in rats: an experimental critique. I. The genesis of systematic behavior in linear situations. *J. Comp. Psychol.*, **30**, 457-482.
- WITKIN, H. A. (1941): "Hypotheses" in rats: an experimental critique II. The displacement of responses and behavior variability in linear situations. *J. Comp. Psychol.*, **31**, 303-336.
- WITKIN, H. A. (1942): "Hypotheses" in rats: an experimental evaluation of the hypothesis concept. III. Summary evaluation of the hypothesis concept. *Psychol. Rev.*, **49**, 541-568.
- WOLFER, J. A.; REID, L. D.; GLEDHILL, S. M. en PORTER, P. B. (1964): Feeding and metabolic differences between Tryon bright and dull rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **58**, 317-320.
- WOODS, P. J. (1959): The effects of free and restricted environmental experience on problem-solving behavior in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **52**, 399-402.
- WOODS, P. J.; FISKE, A. S. en RUCKELSHAUS, S. I. (1961): The effect of drives conflicting with exploration on the problem-solving behavior of rats reared in free and restricted environments. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 167-169.
- WOOLLEY, D. E.; TIMIRAS, P. S.; ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D.; en BENNETT, E. L. (1961): Strain and sex differences in electroshock convulsions of the rat. *Nature*, **190**, 515-516.
- WOOLLEY, D. E.; TIMIRAS, P. S.; ROSENZWEIG, M. R.; KRECH, D. en BENNETT, E. L. (1963): Strain differences in seizure responses and brain cholinesterase activity in rats. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **112**, 781-785.
- YARNELL, T. D. en ADAMS, H. E. (1964): Electroconvulsive shock and competing responses: stimulus generalization. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **58**, 470-471.
- ZEAMAN, D. en ANGELL, D. (1953): A spatial gradient of alternation tendency. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **46**, 383-386.
- ZEAMAN, D. en HOUSE, B. J. (1951): The growth and decay of reactive inhibition as measured by alternation behavior. *J. Exp. Psychol.*, **41**, 177-186.
- ZIMBARDO, P. G. en MILLER, N. E. (1958): Facilitation of exploration by hunger in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **51**, 43-46.
- ZIMBARDO, P. G. en MONTGOMERY, K. C. (1957): Effects of "free environment" rearing upon exploratory behavior. *Psychol. Rep.*, **3**, 589-594.
- ZOLMAN, J. F. en MORIMOTO, H. (1962): Effects of age of training on cholinesterase activity in the brains of maze-bright rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **55**, 794-800.
- ZUBIN, J. en BARRERA, S. E. (1941): Effect of electric convulsive therapy on memory. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **48**, 596-597. (abstract).

STELLINGEN

I

Bij leerproblemen, waarbij de prestaties van de rat worden uitgedrukt in termen van pogingen (*trials*) en fouten, verdient een non-correctie procedure de voorkeur boven een correctie procedure.

II

Het verdient aanbeveling om aan onderzoeken naar het effect van psychofarmaca op bepaalde aspecten van het dierlijk gedrag een bepaling van het gedragsrepertoire onder invloed van het betreffende farmacon te laten voorafgaan.

III

Aan de bestudering van het exploratieve gedrag op menselijk niveau is tot op heden in de psychologie te weinig aandacht geschonken.

IV

Het verdient aanbeveling bij het onderzoek naar het dierlijk gedrag meer dan tot nu toe het geval is, gebruik te maken van principes, die bij de constructie van tests ter meting van menselijke vaardigheden worden aangewend.

V

Psychologische onderzoeken met betrekking tot de zg. placebo reacties kunnen een waardevolle bijdrage leveren tot het inzicht in de wijze, waarop het subject zijn lichaam beleeft.

VI

Stechler's bevinding, dat baby's van twee tot vier dagen oud, wier moeders tijdens de partus depressiva kregen toegediend, minder attentief zijn dan baby's, wier moeders tijdens de partus geen farmaca ontvingen, vraagt om een replicatie-onderzoek en een vergelijkende longitudinale studie met betrekking tot de ontwikkeling van de attentiviteit bij deze kinderen na de vierde levensdag.

Science, 1964, 144, 315 – 317.

VII

Een der redenen voor de slechtere prestaties bij het besturen van een voertuig onder invloed van alcohol kan gelegen zijn in een geringe overdracht (*transfer*) als gevolg van zg. toestand-bepaald leren (*state-dependent learning*).

VIII

Tests, die de mate van leerbaarheid meten, kunnen een waardevolle aanvulling vormen van de thans gebruikte intelligentietests.

IX

De mate, waarin het kind gevoelig is voor de expressieve waarde van lijn-configuraties en kleuren, vormt een index voor de mate, waarin het de gevoelens van anderen kan waarnemen en evalueren.

X

Aan het beroeps-onderwijs voor laag-intelligente kinderen wordt tot op heden te weinig aandacht geschonken.

XI

Het onderbrengen van de psychologie in de Faculteit der Sociale Wetenschappen is waarschijnlijk een gevolg van een eenzijdige accentuering van bepaalde aspecten van de psychologie.

XII

Het verlenen - in het kader van ontwikkelingshulp - van uitgebreide faciliteiten aan ondernemingen, die zich in ontwikkelingslanden willen vestigen, verdient de voorkeur boven het toelaten van buitenlandse arbeiders.

XIII

De wijze, waarop het gezag in Nederland optreedt tegen zg. „happenings” en bepaalde politieke demonstraties, wordt over het algemeen niet gekenmerkt door psychologisch inzicht.

J. M. H. Vossen

Nijmegen, 24 juni 1966.

